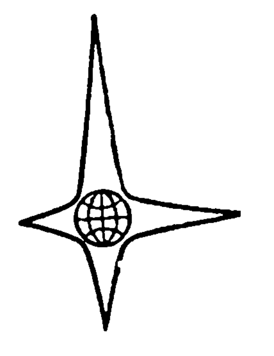
В МИРЕ НАУКИ И ТЕХНИКИ

Р. ШОВЕН

МИР НАСЕКОМЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
«МИР»

Rémy Chauvin

Le monde des insectes

PARIS HACHETTE 1967

Р. ШОВЕН

МИР НАСЕКОМЫХ

Перевод с французского
Н Б Кобриной

Под редакцией и с предисловием
И А. Халифмана

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
МОСКВА 1970

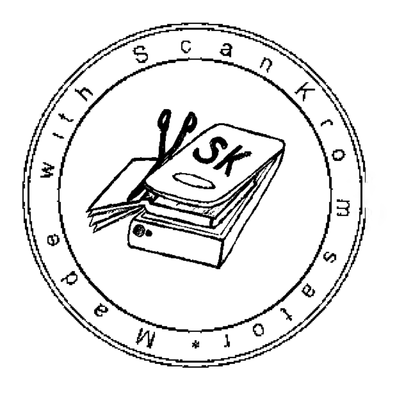
592
Ш78

Шовен Р.
Ш78 Мир насекомых. Перев. с франц. Кобриной Н. Б. Ред. и предисл. Халифмана И. А., М., «Мир», 1970. 240 стр. с илл. (В мире науки и техники)

В новой книге Шовена рассмотрены методы учета численности популяций насекомых, особенности изучения микроклимата различных местообитаний насекомых, особенности экологии популяций насекомых, связанных с сельскохозяйственными растениями. Описаны способы борьбы с вредными насекомыми и возможности использования полезных. Большое место в книге отведено математическим методам исследования.

Книга рассчитана на широкие круги читателей.

2-10-6
163-70 592



Редакция научно-фантастической и научно-популярной литературы

ЧЕЛОВЕК И НАСЕКОМЫЕ

«Я не понимаю, как это можно серьезно заниматься букашками и козявками, когда страдает народ», — щебетала, кокетничая своей декламацией, легкомысленная Надежда Федоровна из чеховской повести «Дуэль». Но, разумеется, Надежда Федоровна никакого понятия не имела о том, сколько действительных страданий, бед, несчастий и горя причиняют народам всего мира козявки и букашки, о которых она говорила с таким презрением.

Не будем, впрочем, слишком строги к Надежде Федоровне. Ведь даже в наше время талантливый и — ничего не скажешь — вполне образованный и культурный литератор писал на страницах одного из столичных журналов, что вот в энтомологии, мол, «дело проще: поймал бабочку, дал понюхать чего надо, наколол на булавку, приткнул на место, ярлычок подклеил и баста!»

Подобные взгляды довольно широко распространены, и поэтому на последнем Международном конгрессе энтомологов, проходившем в Москве, во вступительном слове президента конгресса профессора Г. А. Бей-Биенко прозвучало грустное признание: «Нередко нас считают чудаками, подобными жюль-верновскому Паганелю. В этом виноваты, наверно, и сами энтомологи, которые недостаточно информируют массы о своих достижениях, вкладе в науку, культуру, практику...»

«Мир насекомых» профессора Реми Шовена представляет адресованную к самым широким кругам, доверительно звучащую, квалифицированную информацию о некоторых достижениях энтомологии, о вкладе энтомологов в науку, культуру и практику, а вместе с тем и о нерешенных задачах, о трудностях, с которыми сталкиваются на этом участке науки ее солдаты и маршалы. К слову сказать, книга Шовена посвящена как раз тем проблемам энтомологии, которые непосредственно нацелены на поиск путей и средств, призванных уменьшить вред, причиняемый людям насекомыми.

Шесть глав «Мира насекомых» последовательно раскрывают своеобразие среды, в которой обитает насекомое, а также взаимосвязь условий этой среды с законами, управляющими численностью видов. Огромное теоретическое значение и важнейшие прикладные аспекты рассматриваемых в книге вопросов энтомологии становятся понятными с первых же страниц, а сложность решения задач сразу приковывает внимание к авторской мысли.

Из вышедших в свет за последние полвека на разных языках книг, посвященных теме «Человек и насекомые», уже вполне можно укомплектовать изрядную библиотечку. Сочинение Шовена — оно издано одновременно в восьми странах: во Франции, Англии, США, Голландии, ФРГ, Испании, Италии, Швеции — есть все основания включить в ту же серию.

Подчеркивая, что насекомые «противостоят людям», Шовен сам признает, что вся его книга, кроме разве нескольких страниц, в конечном счете посвящена насекомым-врагам и методам определения их численности с целью борьбы с ними. При этом автор подробно объясняет, что именно делает такую борьбу особенно сложной: ведь человеку противостоит не один какой-то мир, а неисчислимые миры разных насекомых.

Каждый из этих миров люди научились познавать с помощью методов, разработанных микроклиматологией — новой наукой, успевшей оснаститься богатым арсеналом хитроумных приборов и аппаратов. Звено за звеном, пядь за пядью изучают исследователи специфику среды обитания и условий жизни разнообразных созданий, представляющих тот «планктон почвы и приземного слоя атмосферы», который играет такую роль в цепях питания органического мира и в общем круговороте веществ на планете.

Немецкий ученый Р. Гейгер предложил определять — Шовен приводит его афоризм — микроклиматологию как «момент, когда метеоролог переходит на новые приборы». Это определение следует дополнить. Нет нужды напоминать, как долго сковывали развитие биологии многочисленные, грешившие антропоморфизмом сочинения иных натуралистов. Но, по остроумному замечанию известного английского биолога Дж. Холдейна, «антропоморфизм представляет только первый начальный этап сравнительной этологии [1]». Рождение микроклиматологии, оснастившей натуралиста новыми инструментами, знаменует собой важный шаг на пути смены наивного старого антропоморфизма углубленным научным подходом к изучению условий жизни разных форм живого.

Глава, посвященная микроклиматологии и сопряженной с ней агроэкологии, завершается анализом некоторых особенностей микроклимата, складывающегося в лабораторных опытах и оказывающего на ход изучаемых явлений и процессов такое влияние, что лабораторный опыт перестает быть адекватной моделью натуры. Так, уже в самом начале книги затрагивается проблема, к которой автор и дальше не раз возвращается, с разных сторон рассматривая спор, ведущийся между теми, кого он именует экологами, и теми, кого называет биологами. Возможно, говоря об экологах и биологах, Шовен несколько упрощает суть дела, объясняя их спор скорее столкновением двух темпераментов, чем двух концепций, но нельзя не прислушаться к его мнению, когда он в заключение пишет, что «не все возможно в лаборатории, равно как и не все возможно в поле. Здравый смысл требует, чтобы специалисты обоих направлений в своих исследованиях поддерживали друг друга. Так они и должны были бы поступать, если бы люди науки всегда в своих действиях руководствовались здравым смыслом, но увы!» — вздыхает автор, обрывая мысль.

Стоит напомнить, что профессор Т. Добжанский, почетный президент проходившего в 1966 году Международного симпозиума генетиков, говоря в своей речи о спорах, ведущихся вокруг аналогичных проблем между «композиционистами» — преемниками старинной дарвиновской традиции и «редукционистами» — сторонни-

---

[1] Holdane J., L'instinct et le comportement des animaux, Paris, 1956.

ками еще более старинной, но не менее почтенной картезианской традиции, подчеркнул, что композиционисты и редукционисты «не должны пытаться подавить друг друга, те и другие должны стремиться к сотрудничеству во все большей интеграции исследований»[1].

Шовен не склонен пугать читателя жупелом «опасности насекомых». Он пишет, что в настоящее время существует около шестисот тысяч видов насекомых и ежегодно к их числу прибавляется еще две-три тысячи вновь открываемых и описываемых.

Но эти цифры в общем значительно преуменьшены. По оценке американского ученого Меткалфа, еще в 1940 году число видов насекомых, обитающих на Земле, определялось в полтора миллиона, бельгийский же зоолог профессор Леклерк из агрономического института в Жамблу полагает, что существует два миллиона видов насекомых. Но и это не предел: выдающийся энтомолог Рэйли определил возможное количество видов насекомых — уже зарегистрированных и еще ожидающих описания — как величину порядка десяти миллионов видов! Именно эта цифра приводится, в частности, и в известной старой монографии английского специалиста Дэвида Шарпа, и в некоторых современных руководствах. Что же касается числа ежегодно новооткрываемых видов, то оно многими оценивается не в две-три тысячи, а в десять тысяч видов. Причем, судя по данным, публикуемым в энтомологической периодике всего мира, темп открытия новых видов не только не снижается, но, наоборот, проявляет отчетливую тенденцию к повышению. Поэтому мнение Шовена стоит выделить как свидетельство определенной сдержанности автора. Хотелось бы, чтоб читатель помнил об этом в тех случаях, когда некоторые развиваемые в книге соображения и сравнения покажутся недостаточно обоснованными, ну хотя бы, когда Шовен пишет о том, что «нарастающая подобно морскому приливу масса насекомых угрожает человеческим цивилизациям...»

«В большинстве случаев насекомые мало подвластны человеку. Мы не всегда в состоянии уничтожить вредных или увеличить количество полезных. Странное дело! Человек прорезает материки, чтобы соединить два моря, просверливает Альпы, определяет вес Солнца и в то же время не может помешать крошечной тле-филоксере губить его виноградники или маленькому червячку попробовать вишни раньше их владельца... Титан побежден пигмеем?..»[2]. Так почти три четверти века назад писал выдающийся исследователь и знаток насекомых, один из основоположников современной энтомологии Жан-Анри Фабр, которого Шовен считает своим первым учителем и наставником.

А вот что по тому же поводу писал профессор Карл Фриш, которого Шовен в одной из своих книг аттестует как, «быть может, величайшего из всех, кто после Пастера потрудился во славу биологии»:

«Если гусениц бабочки становится слишком много, человек посылает против них самолеты и распыляет над пораженными ле-

---

[1] Цитируется по реферату акад. Л. Ш. Давиташвили в журнале «Общая биология», РЖБ, изд. ВИНИТИ АН СССР, № 3, 3 (1968)

[2] Fabre J.-H., Souvenirs entomologiques. II serie. Paris, Delagrave, 1922.

сами ядовитые химические вещества. Целые армии людей стремятся подавить размножение картофельного жука-дорифора. Иногда, чтоб надежнее искоренить вредителя, человек вынужден уничтожать растения, им же самим взращенные на полях. Люди не жалеют никаких затрат, применяют самые губительные средства и все же не в силах стереть с лица Земли вредящих им насекомых. Иногда человек довольствуется тем, что сдерживает размножение некоторых видов в каких-то определенных границах, на каком-то определенном уровне. Но часто не удается и это»[1].

Так что перед наукой и сейчас стоит тот же вопрос, какой Фабр ставил в прошлом веке. Человек уже вышел в Космос, ступил на Луну, летательные аппараты с Земли достигают далеких планет, научно-техническая революция открыла для человечества возможность использования атомной энергии, расцветают электроника и кибернетика, а пигмей-насекомое, хоть его сплошь и рядом ничего не стоит раздавить и растереть пальцем, по-прежнему доставляет людям всех пяти континентов бесконечно много забот, и ущерб, причиняемый человеку, грандиозен.

Хотя Шовен и считает, что в биологии никогда не встречалось ни одной цифры, которая оставалась бы постоянной даже при неизменных внешних условиях, он признает, что в экологических исследованиях математический анализ вполне осуществим. Тут следует подробнее остановиться на работах энтомолога первой в мире опытной сельскохозяйственной станции (Ротамстед) К. Б. Вильямса.

Сорок с лишним лет назад молодой биолог Стенли Гартсайд защитил в университете штата Миннесота, США, диссертацию, оставшуюся, к сожалению, неопубликованной. Ее главные выводы известны, однако, благодаря содержательному реферату, отражающему итоги анализов нескольких сборов насекомых, проводившихся Гартсайдом в лесном районе. Ловушка с медовым раствором в качестве приманки собрала 5186 насекомых 399 видов, а сетчатый сачок помог изловить 5665 насекомых, представлявших 488 видов. В обоих уловах больше всего было двукрылых и перепончатокрылых. Анализ видового состава сборов показал, что подавляющее большинство видов представлено крайне небольшим числом особей. Примерно половина всех видов насчитывала меньше чем по пяти особей, а четыре пятых числа видов, перепончатокрылых например, представлены были менее чем шестью особями каждый.

Данные Гартсайда привлекли к себе внимание ряда исследователей, которые впоследствии на материале многолетних сборов чешуекрылых, двукрылых, перепончатокрылых, жесткокрылых, а также птиц, водорослей, пустынной растительности — короче, на самых разнообразных объектах — подтвердили, что в учетах, сборах и уловах наибольшее число видов представлено, как правило, наименьшим числом особей.

Доктор К. Б. Вильямс проиллюстрировал этот вывод на примере ночных бабочек. С помощью четырех световых ловушек Вильямс собирал (Шовен рассказывает об этом исследовании, длившемся 16 лет) до 90 000 бабочек. Они относились к 346 видам. Наибольшим числом особей — около 30 000! — был представлен один вид, зато в уловах 37 видов оказалось лишь по одной бабоч-

---

[1] Frisch K., Zehn kleine Hausgenossen, Stuttgart, 1966.

ке, 47 видов — по две-четыре, 38 видов — по 5—13. Иначе говоря, около 40% выловленных видов были представлены в тысячи раз беднее, чем вид с наибольшим числом особей.

Математическая обработка данных о видовом составе насекомых, собранных ловушками, привела Вильямса к интересным заключениям. Они изложены в обстоятельном труде[1], который не значится в завершающем книгу Шовена списке литературы, где приведены названия лишь трех более старых журнальных статей Вильямса. Специальная глава новой работы Вильямса представляет попытку определить примерное число особей всех видов насекомых, существующих на Земле. Расчет суммарной численности энтомофауны планеты как раз и основан на тех статистических закономерностях, какие удалось вывести из материалов видового и количественного анализа разных сборов.

В связи с расчетами Вильямса уже упоминавшийся выше профессор Леклерк[2] заметил, что сама постановка такого вопроса может показаться нелепой, а решение задачи дает только весьма приблизительный ответ. Однако наиболее примечательно в этом то, что вопрос все же поставлен всерьез и что ответом на него стала заслуживающая внимания гипотеза.

Какая же гипотеза выдвинута Вильямсом?

Стоит напомнить, что на проходившем в 1950 году в Париже симпозиуме по вопросам экологии (между прочим, именно на этом симпозиуме Шовен сделал свое первое сообщение об экологии насекомых и о значении микроклиматологии для энтомологических исследований) доклад Вильямса об индексе разнообразия как измеримом признаке животных и растительных ассоциаций вызвал живой обмен мнениями. Ряд ученых, выступивших при обсуждении доклада, признали обоснованным и справедливым заключение, согласно которому при благоприятных условиях правилом оказывается существование большого числа видов, представленных малым числом особей, тогда как в неблагоприятных условиях наблюдается доминирование очень малого числа видов, представленных большим числом особей.

Подробная разработка этой общей идеи позволила профессору Вильямсу приступить к опыту исчисления суммарного количества всех насекомых на Земле и прийти к заключению, что даже наименьшая возможная численность всех насекомых должна составить единицу с 18 нулями, то есть миллиард миллиардов или иначе — мириады колющих, сосущих, сверлящих, грызущих, пилящих, фильтрующих ротовых устройств, при помощи которых ежедневно поглощаются, если говорить в глобальном масштабе, миллиарды тонн всевозможных живых и мертвых органических веществ.

Как известно, население планеты составляет сейчас около четырех миллиардов человек. Таким образом, на каждого жителя Земли приходится 250 миллионов всевозможных насекомых!

---

[1] Williams C. B., Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology, *Academic Press,* London, 1964.

[2] Leclercq J., Sur les nombres des insectes sur le globe, *Natura Nosana,,* XIX, № 4 (1966)

К подтверждающим это положение фактам из книги Шовена стоит добавить еще некоторые. На крохотном по сравнению с поверхностью всей суши острове Кипр за одно только лето собраны и уничтожены свыше полутора миллиардов кубышек саранчи, а в каждой кубышке, как известно, содержится довольно много яичек. Два года спустя на том же острове было, по определению специалистов, отложено свыше 5 миллиардов кубышек... Описаны отдельные стаи саранчи, насчитывавшие не менее 40 миллиардов особей. Одна зарегистрированная учеными стая занимала почти шесть тысяч квадратных километров и весила, по заслуживающим полного доверия подсчетам, столько же, сколько весит все количество меди, свинца и цинка, добытое человечеством за целое столетие.

«Между тем это была даже не одна из самых больших туч,— писал академик В. И. Вернадский — ...Эта туча саранчи, выраженная в химических элементах и в метрических тоннах, может считаться аналогичной горной породе, или, вернее, движущейся горной породе, одаренной свободной энергией» [1]. И каким запасом энергии!

Места размножения саранчи относительно ограниченны, но эти «проклятые тучи голода» могут появиться в любом месте на гигантской площади в 15 миллионов квадратных километров. Впрочем, перед лицом разнообразия и чрезвычайного величия живой природы, замечает Вернадский, «туча саранчи — незначительный и мимолетный факт».

Но саранча — это пример, так сказать, классический и довольно широко известный... Гораздо менее известны такие эпизоды, как фантастическое распространение в 1953 году капустной моли, плотность которой в отдельных районах Скандинавии достигала 70—140 миллионов особей на гектар. Не раз в специальной литературе упоминалось о медленно текущих «реках» из гусениц какого-нибудь лугового мотылька или «ратного червя», о чудовищных скоплениях божьих коровок, образующих подчас сплошные широкие полосы длиной в километры, о «взрывах» размножения совок, шелкопрядов и множества других насекомых.

Встает вопрос, почему же эти движущиеся «горные породы», обладающие свободной энергией, не поглощают весь остальной мир живого, который они во много раз превосходят своей массой?

Роберт Меткалф считает, что основным и самым важным фактором, который поддерживает в определенных рамках численность насекомых в целом, является систематическое взаимоистребление.

Много лет назад Джонатан Свифт, прочитав в журнале Королевского общества сообщение о том, что под микроскопом на теле блохи обнаружен некий паразитический организм, написал:

Под микроскопом он открыл, что на блохе
Живет блоху кусающая блошка;
На блошке той — блошинка-крошка,
В блошинку же вонзает зуб сердито
Блошиночка... и так *ad infinitum*.

Это бесспорно. Однако сложность связей, регулирующих через воздействие живой и неживой среды численность насекомых, постепенно выясняется во всей своей многозначности [2].

---

[1] В. И. Вернадский, Очерки геохимии, М., 1934.
[2] Southwood T. R. S., Insect Abundance, Oxford, 1968.

Кроме этого, следует учитывать, что из огромного числа существующих видов прямыми или косвенными вредителями для человека оказывается лишь самая незначительная, можно сказать ничтожная, часть их. Такой компетентный специалист, как Эдвард Штейнхауз, полагает, что 99% видов насекомых, зарегистрированных энтомологами, нейтральны или даже полезны для человека. Поэтому-то он настойчиво выдвигает вопрос об охране насекомых.

Однако, хотя вредным можно считать лишь один из ста видов [1], общее число видов настолько велико, что даже по Шовену — Штейнхаузу не менее 6000 видов представляют сельскохозяйственных или домашних вредителей либо участвуют в распространении инфекций, опасных для людей и домашних животных. Когда тот или иной вид из этих шести тысяч начинает почему-либо бурно размножаться и плотность его размещения в каких-то районах в определенные сезоны становится чрезмерной, это превращается в подлинное бедствие, иной раз действительно в штурм человеческих цивилизаций.

Трудно, практически невозможно определить экономический ущерб, наносимый человечеству насекомыми. Многие специалисты прикидывали в денежном выражении потери, наносимые различными насекомыми урожаям в полях, огородах, садах. Существуют разные расчеты стоимости потерь от насекомых при хранении зерна, муки, круп на складах и в элеваторах, плодов и овощей в хранилищах; подсчитано также денежное выражение стоимости продуктов животноводства — молока, мяса, кож, шерсти, — недополученных из-за неблагоприятного и вредного воздействия насекомых на домашнюю живность; известен ущерб, причиняемый различными насекомыми лесу на корню и деловой древесине, а также изделиям из древесины, которые уничтожаются рогохвостами, древогрызами, слониками, трухляками и т. п., иной раз повреждающими и даже уничтожающими бесценные музейные редкости. Но при этом не учитывается ущерб, причиняемый, например, безвредными по своей природе ночными мотыльками, которые иногда сплошь облепляют провода и фарфоровые изоляторы фонарных столбов и становятся причиной короткого замыкания, а следовательно, и пожаров. Не принимается во внимание и ущерб, причиняемый вредителями древесины, истачивающими крепежный лес в штреках и вызывающими подчас катастрофы в шахтах. А известный случай в США, когда термиты испортили изоляцию и тем самым вывели из строя гигантскую электронно-вычислительную машину. И уж, конечно, совсем немыслимо перевести на язык цифр ущерб, причиняемый насекомыми — переносчиками возбудителей таких заболеваний, как малярия, сонная болезнь, лихорадка паппатачи, лейшманиозы, туляремия и т. п. Нельзя не сказать и о так называемом «гнусе», который в ряде мест делает жизнь людей если не совсем невозможной, то крайне мучительной.

Такое невообразимое множество и фантастическое разнообразие насекомых привело ученых (и, в частности, Шовена) к мудрому заключению о необходимости отказаться от поисков какого-то единого решения, пригодного для лова всех насекомых в любой среде. Забегая вперед, отметим, что заключение Шовена верно не

---

[1] Steinhaus E. A., When an Insect Dies, *Bull. Entom. Soc. Am.*, X, № 3 (1964).

только для лова насекомых при отборе проб, но и в борьбе против любого из чрезмерно размножившихся видов.

Все эти вопросы приобрели за последние годы столь важное значение, что в Соединенных Штатах Америки, к примеру, уже в 1962 году была создана специальная служба военной энтомологии [1], систематически проводятся работы по изучению экологии насекомых на атомных полигонах [2], изучается способность насекомых аккумулировать некоторые изотопы в областях, зараженных радиоактивными осадками, и т. п.

«Кто не подшучивал над любителями бабочек и жуков? — так начинает одну из своих ранних книг Шовен и дальше, говоря о прообразах Паганеля, замечает, что сейчас в энтомологии «они с каждым днем уступают место ученому более современному — биологу, для которого насекомое лишь повод для пристального изучения жизни».

Примером использования добытых в энтомологии данных для пристального изучения жизни, для постановки общебиологических проблем может служить открытие не известного еще недавно приспособления, действующего как механизм «немальтузианского естественного отбора». Шовен давно следит за фактами, имеющими отношение к этому механизму. Еще в 1956 году в книге «Жизнь и нравы насекомых» он рассматривал некоторые факты, относящиеся к пугающей и покровительственной окраскам, а также миметизму, указывая, что некоторые стороны этих явлений серьезно подрывают старые понятия о движущих силах органической эволюции. В более поздней книге «От пчелы до гориллы» (1963 г.) Шовен подчеркнул значение работ Д. Куна и Д. Кристиана, обнаруживших в биологии грызунов «механизм, регулирующий численность вида» независимо от наличия пищи и представляющий «нечто вроде «немальтузианского» естественного отбора». Вся глава, в которой шла речь об этом, озаглавлена была так: «Мыши против Мальтуса». Сейчас в книге, вышедшей в 1967 году, Шовен вновь возвращается к той же проблеме в связи с работами Ле Ге Бреретона, доказавшего, что в биологии жуков-чернотелок существует приспособление, обеспечивающее регуляцию численности, «почти или даже вовсе» не предусмотренное у Дарвина. «Здесь нет места ни для отбора, ни для борьбы за существование» — констатирует Шовен.

То же происходит и в рассматриваемом в настоящей книге случае с паразитическим перепончатокрылым из числа наездников. При нехватке куколок, в которые могли бы быть отложены яйца, в самках наездника начинается рассасывание яиц, в результате чего существенно ослабляется последующая конкуренция за возможность продления рода.

К этой же категории явлений примыкает и упоминаемое Шовеном открытие профессором Леклерком существование в пределах одного вида биологических рас с разными оптимумами усло-

[1] Parrish D. W., a. o., Present and Future Concepts in the Gathering of Entomological Information, *Bull. Entom. Soc. Am.*, **XII**, № 2 (1966).

[2] Chamberlin R. V., Millipeds from Nevada Test Area, *Proc. Biol. Soc. Wash.*, № 75 (1962); Dorald A., Bees on the Nevada Test Site, *Great Basin Naturalist,* 29, № 1 (1959).

вий развития, а также весь круг явлений, порождаемых так называемым эффектом группы, обнаруженным поначалу профессором Чи За-ченом на муравьях, а позже подробнее изученным академиком Пьером Грассе и Реми Шовеном уже на ряде общественных насекомых (пчелы, муравьи, осы, термиты). В течение долгого времени считалось, что эффект группы, то есть изменение биологических свойств и характеристик насекомого в зависимости от количества особей в группе (при одиночном его содержании или при содержании в группах разной численности), присущ только общественным насекомым, у которых даже продолжительность жизни особи тесно связана с размером группы, в которой они находятся.

Сейчас исследования в этой области значительно расширились, и Шовен сообщает много нового о разных путях восприятия и воздействия эффекта группы и его разновидности — так называемых фазовых изменений у насекомых различных семейств и отрядов.

Говоря обо всех этих открытиях, Шовен замечает, что полевым экологам никогда не удалось бы их сделать, и в то же время в других местах он убеждает, что некоторые новые факты и явления обнаружены именно в полевых условиях.

Изложение главных аспектов темы «Человек и насекомые» останется неполным, если не упомянуть еще об одном важном и перспективном выходе энтомологии в практику. В книге «Мир насекомых» на этот счет содержится всего только одно замечание. Оно скрыто в информации о личинках мухи *Psilope petrolei*, которая благодаря обитающим в ее кишечнике бактериальным симбионтам способна расщеплять парафиновые соединения нефти, превращая их в усвояемые вещества. Таким образом, замечает Шовен, «у инженеров, стремящихся извлечь из нефти питательные вещества, есть среди насекомых преуспевающие предшественники».

Это полушутливое замечание напоминает о бионике, возникшей на стыке биологии и ее составляющих — анатомии, морфологии, физиологии и пр. — с техникой. Задачей бионики является рациональное «копирование[1]», воспроизведение ряда тончайших и высоко эффективных конструкций, а также ряда процессов, отшлифованных в живом миллионами лет органической эволюции.

К слову сказать, совершенно непонятно, почему в нашей специальной литературе формальной датой рождения бионики принято считать 13 сентября 1960 года — день открытия первого американского национального симпозиума на тему «Живые прототипы искусственных систем — ключ к новой технике»[2]. Конечно, работа этого симпозиума оказала важное влияние на развитие науки, но все же можно считать, что бионика старше на добрых 8 лет. Днем рождения бионики, хоть она тогда и не имела своего

[1] С. Смирнов, Гносеологическая функция кибернетики в возникновении бионики, в сб. «Философские вопросы биокибернетики», М., 1969.

[2] С. Ф. Манзий, Бионика для биологии и техники, *Вопросы зоологии*, № 1 (1967).

названия, можно считать 7 октября 1952 года. В этот день распоряжением тогдашнего президента Академии наук СССР А. Н. Несмеянова была создана рабочая группа для обсуждения мер, призванных расширить биофизические, физиологические и экологические исследования насекомых, с тем чтоб, как говорилось в докладной записке, вызвавшей к жизни создание группы, превратить биологические науки в поставщика также и «конструкторских идей».

Впрочем, уже Ж.-А. Фабр предвидел появление «науки, наученной животным», и призывал к ее созданию.

Да, собственно, разве в работах Леонардо да Винчи не даны достаточно ясно сформулированные положения о том, что живые прототипы искусственных систем представляют ключ к новой технике? Как видим, в истории биологии нам открывается еще одна убедительная иллюстрация к, пожалуй, шутливо звучащему, но полному глубокого смысла парадоксу Шовена: «Быть может, заниматься наукой — это лишь неутомимо все вновь и вновь открывать очевидное».

Исследования химии природных соединений позволили в последнее время нащупать новые, как бы «бионические» средства эффективной борьбы с насекомыми. Здесь прежде всего следует упомянуть синтезированные чешским химиком Карелом Слама гормоны, которые вызывают «инфекционное бесплодие». Совершенно незначительного количества препарата достаточно, чтобы уничтожить миллионы растительноядных клопов пиррокорид. Каролл Вильямс выделил так называемые ювенильные гормоны, прерывающие метаморфоз насекомых. В видовом отношении эти гормоны неспецифичны, так что, к примеру, гормон синей мясной мухи может успешно прервать метаморфоз клопа родниус[1]. Синтезированы некоторые привлекающие насекомых соединения — аттрактанты, успешно используемые для повышения сборов в ловушках, и пр.

Пожалуй, приведенных выше примеров достаточно, чтобы показать, какие «урожаи» новых идей в биологической теории и технической практике сулит углубленное знание специфики живого, какая еще нетронутая целина лежит перед человеком, изучающим насекомых.

Примерно лет 15 назад Шовен прислал в Москву только что вышедшее второе издание его книги «Физиология насекомых». В ответ ему было отправлено несколько книг и оттисков публикаций советских исследователей. Подтверждая получение этих работ, Шовен заметил в письме, что, судя по тому, о чем сообщают дошедшие до него материалы, ему придется, как это ни трудно, заняться изучением и русского языка. Этого своего обязательства Шовен не забывает. Если в прошлых его работах почти полностью отсутствовало упоминание о русских и советских исследованиях, то на этот раз мы находим в списке использованной литературы труды профессоров Г. Я. Бей-Биенко, А. Н. Мельниченко, А. А. Пономаревой, Ф. Н. Правдина. Судя по приведенному списку литера-

---

[1] Wigglesworth V., Insect Hormones, *Bee World* 50, № 3, 87 (1969).

туры, Шовену остались неизвестными публикации таких наших специалистов, как К. В. Арнольди, Г. А. Викторов, М. С. Гиляров, И. В. Кожанчиков, Н. А. Наумов и других, внесших много нового в изучение экологии насекомых, микроклиматологии, учета численности популяций, почвенной зоологии, методов борьбы против насекомых.

Шовеном совершенно не учтен, в частности, богатейший советский опыт организованной, планомерной борьбы с насекомыми, опыт биологической защиты урожая от вредителей — область, рассмотрение которой представляет один из наиболее интересных разделов книги «Мир насекомых».

Недостаточно освещены в книге также вопросы прогнозирования появления сельскохозяйственных вредителей, область науки, в которую советские ученые внесли существенный вклад (А. В. Знаменский, Н. Н. Троицкий, Г. Т. Селянинов, В. В. Яхонтов, А. А. Мигулин и др.).

О важности и сложности решения задач, выдвигаемых необходимостью борьбы с вредителями, Шовен настойчиво напоминает в книге, неоднократно повторяя горькие признания, что причины ряда явлений пока не выяснены экологами, что экология это наука, которая все еще пребывает в младенчестве, что в проблеме обработки растений инсектицидами мы «находимся в положении того бедняги, который выпустил джина из бутылки». Поэтому он считает необходимым вновь напомнить: чтобы идти вперед, нужно основательно пополнить наши знания в биологии.

О том, насколько выросли за последние годы эти наши знания, о том, в каких направлениях они продолжают развиваться, и наконец о том, как много нам еще надо узнать, и рассказывает книга Шовена, знакомящая читателя с современным положением на фронтах борьбы человека с противостоящим ему миром насекомых.

И. Халифман

Тли на стебле растения.

ВВЕДЕНИЕ

Пытливого исследователя, отважившегося проникнуть в мир насекомых, с первых же шагов подстерегает неожиданное открытие — главной ставкой природы вопреки общепринятому мнению были отнюдь не позвоночные и не человек; просто и в качественном и в количественном отношении человек оказался явной ее удачей. Но бок о бок с ним кишат мириады насекомых — четыре пятых всего списка животных видов Земли. Постараемся, как это ни трудно, представить себе, что число уже описанных видов перевалило за шестьсот тысяч (а ученые продолжают ежегодно открывать еще тысячи две-три), что только во Франции видов мух насчитывается больше, чем видов млекопитающих на всем земном шаре. Пусть так, возразите вы, но все зависит от того, что считать видом, на деле-то различия между этими букашками вряд ли так уж существенны... Ну нет! От одного вида насекомых до другого не ближе, чем от мухи до слона.

По наблюдениям Бонесса, на поле люцерны можно найти 790 видов насекомых, а на поле, засеянном злаками, — до 500. Весьма внушительна и, как принято говорить, биомасса насекомых, приходящаяся на один гектар участка, хотя она и не достигает уровня, характерного для общественных насекомых. Ведь пчел (правда, только пчел) часто продают на килограммы, а каждый улей потребляет за год 100 килограммов нектара и 25 килограммов цветочной пыльцы, и все это пчелы собирают по крупинкам и каплям с цветков. Еще сильнее поражают воображение муравьи: рыжие муравьи наших лесов, эти зодчие, воздвигающие из крошечных обломков веточек целые купола, живут огромными колониями, нередко в два-три миллиона особей, рожденных многими матками (в гнезде *Formica polyctena* можно найти до пяти тысяч маток). Муравьи — завзятые хищники: немецкие энтомологи подсчитали, что одна колония за день добывает от 800 граммов до килограмма насекомых. В Итальянских Альпах взято на учет более миллиона гнезд рыжих муравьев, вмещающих, по всей веро-

Туча пустынной саранчи над долиной в районе Маракеша.
На фоне неба насекомые выделяются черными точками, а на фоне холмов кажутся крупными хлопьями снега; можно разглядеть и насекомых, которые сидят на земле.

Здесь саранча более заметна на фоне неба, но фотография не передает истинной плотности тучи, буквально затмевающей солнечный свет.

ятности, не менее трехсот миллиардов особей; сохраняя в течение 200 дней в году свою активность, они способны истребить до 1500 тонн вредных насекомых.

Но и эти ошеломляющие цифры остаются далеко позади, когда как бы охваченная безумием природа порождает несметные тучи саранчи. Мигрирующая саранча, которую англичане называют пустынной, насекомое весом 2—3 грамма, обитает на южной окраине Сахары и обычно очень немногочисленна. Когда под влиянием каких-то еще мало известных климатических сдвигов она начинает размножаться, появляются тучи этих насекомых; масса саранчи может покрыть сразу 100 квадратных километров, а вес ее достигает 70 000 тонн. Обрушится такая туча на возделанное поле — и придется на каждый колос по три-четыре насекомых, а сомкнут они челюсти всего раз-другой, не больше. Но и этого достаточно, чтобы начисто объесть поле за какие-нибудь четверть часа. Поверить этому может лишь тот, кто увидит все собственными глазами. В те времена, когда Кункель д'Эркюле исследовал в Алжире саранчу (1880), специально нанимали людей, которые разрывали землю и отыскивали отложенные в ней яйца саранчи. Груды собранных таким образом яиц поднимались выше двухэтажного дома...

Стало быть, насекомые, встречающиеся, как известно, повсюду, могут в какой-то момент образовывать колоссальные массы живой материи. Я сказал, что они встречаются *повсюду*. Действительно, благодаря своему образу жизни и необыкновенной выносливости они приспосабливаются к любой среде. Туго осваивается ими лишь океан. Существует, правда, и здесь несколько видов насекомых, но их совсем немного. Зато во всякой другой среде насекомым нет числа.

В *воздухе* до высоты 1500—2000 метров они образуют довольно плотный слой воздушного планктона, во многом сходного с планктоном морским и служащего кормом для птиц. Чтобы представить себе его плотность, достаточно поглядеть на мошкару, пляшущую над поляной в лучах заходящего солнца.

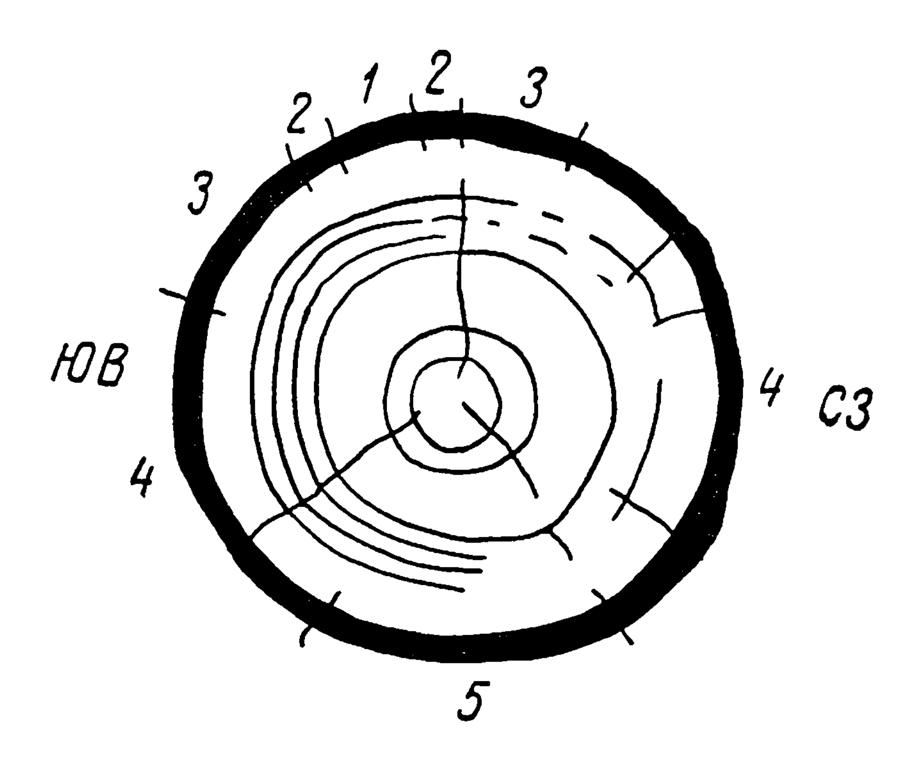
В *пресной воде*, по крайней мере в верхних ее слоях, чтобы дышать, насекомые должны более или менее регулярно всплывать на поверхность и запасаться воздухом. Зато к качеству воды, в которой они обитают, насекомые далеко не так требовательны, как рыбы. Вода может быть

и солоноватой, это не помешает жить в ней комарам и прочим двукрылым. Она может замерзнуть, превратиться в снег, а прямокрылое *Grylloblatta* все будет жить в ней. В очень горячей (70—80°) воде гейзеров прекрасно развиваются личинки комаров. Кроме них, только некоторые теплолюбивые бактерии способны выдерживать столь высокие температуры. Насекомые обитают и в других жидкостях; нефть, например, — излюбленная среда нефтяной мухи, которая питается трупами насекомых, попавших в нефтяные лужи. Правда, в кишечнике этой мухи обнаружены бактерии-симбионты, способные расщеплять парафин нефти и тем самым помогать его усвоению. Как видите, у инженеров, стремящихся извлечь из нефти питательные вещества, есть свои предшественники среди насекомых.

Наконец, *суша* буквально кишит насекомыми. Они зарываются в почву, но неглубоко — не больше чем на несколько десятков сантиметров, так как их пищу чаще всего составляют разлагающиеся растения. Насекомые не страшатся самых неприютных мест, даже энтомологическая фауна пустынь далеко не ничтожна. В пустынях обитают большей частью ночные насекомые, так как днем поверхность почвы нагревается примерно до 80° и передвижение по ней всякого живого существа, в особенности существа столь небольших размеров, становится практически невозможным. Поэтому они покидают свои норы лишь по ночам, чтобы полакомиться обломками растений, на которых в прохладные ночные часы оседает влага из воздуха. Термиты и муравьи действуют энергичнее: они роют колодцы, роют, пока не доберутся до подпочвенных вод, иногда углубляясь более чем на 36 метров. Затем непрерывная цепь рабочих и работниц поднимает драгоценную влагу на поверхность, и притом в изобилии, так что возвышающийся среди сухих песков термитник пропитан изнутри влагой: стоит сжать в руке кусок внутренней части сооружения, и выступят капли воды. Арктические зоны служат пристанищем для пренеприятной формы гнуса, личинки которого в холодное время года без всякого ущерба переносят полное замораживание. В первые же теплые дни из них выходят мириады взрослых, сильных особей, отчего пребывание человека в этих районах становится еще более невыносимым, чем в тропической Африке.

Все это местообитания в достаточной мере необычные, но и ближе к нам, в наших полях и лесах, водится еще

больше насекомых. И вот тут нам придется сразу же отказаться от одной иллюзии: они живут не в «наших» полях и не в «наших» лесах. То обстоятельство, что насекомые так малы, вызвало к жизни новое, решающее для их биологии понятие *микроклимата*. Мы подробно поговорим о нем в первой главе. *Но уже сейчас нужно признать существование целого ряда лишь частично соприкасающихся миров*, миров, в которых уровни радиации, температуры, влажности иные, совсем не те, что известны или привычны нам.



Поперечный распил ствола упавшего дерева, на котором выделены зоны пяти микроклиматов для короеда-типографа.

В зоне *1*, наиболее доступной для солнечных лучей, температура на поверхности может доходить до 50°, и насекомое поэтому не откладывает здесь яиц; в зонах *2* и *3* тоже еще слишком жарко; в зоне *3* личинки могут выйти из яиц, но погибнут. В зоне *5* слишком высока влажность, и 75% личинок погибает. Только зона *4* благоприятна для короеда и по температуре и по влажности.

Даже среди насекомых каждая особь нередко живет в особом мире, почти не связанном с миром его соседа. А если принять во внимание огромное разнообразие органов чувств насекомых и их несходство с нашими, станет еще понятнее, как в действительности далеко от нас насекомое, живущее бок о бок с нами: оно видит другие цвета, слышит другие звуки, ощущает другую температуру, воспринимая все это иными путями и в поведении своем руководствуясь какими-то более надежными стимулами, которых мы еще не различаем.

Благодаря своему большому разнообразию насекомые стали излюбленным объектом лабораторных исследований; в какой бы области ни работал ученый, будь то генетика,

исследование поведения или изучение развития в различных средах, — всегда найдется насекомое, отвечающее требованиям опыта. Вот почему литература о насекомых достигла гигантских масштабов — и двадцати таких книг, как эта, было бы мало, чтобы исчерпать тему. Я ограничусь только проблемами *экологии насекомых,* или *науки о популяциях* насекомых в природе: в лесах, на лугах, а главное — на возделанных полях. Каждое такое поле — великолепный, веками длящийся экологический эксперимент, который, к сожалению, все еще плохо понят и так несправедливо забыт. *Своеобразие среды, в которой обитает насекомое, взаимосвязь условий этой среды с законами, управляющими численностью видов,* — вот что будет моей главной темой. Мы, увидим, как необходимо понять и то и другое: ведь нарастающая подобно морскому приливу масса насекомых угрожает человеческим цивилизациям, а мы еще мало знаем о силах, движущих этим приливом.

I

МИКРОКЛИМАТ МИРА НАСЕКОМЫХ

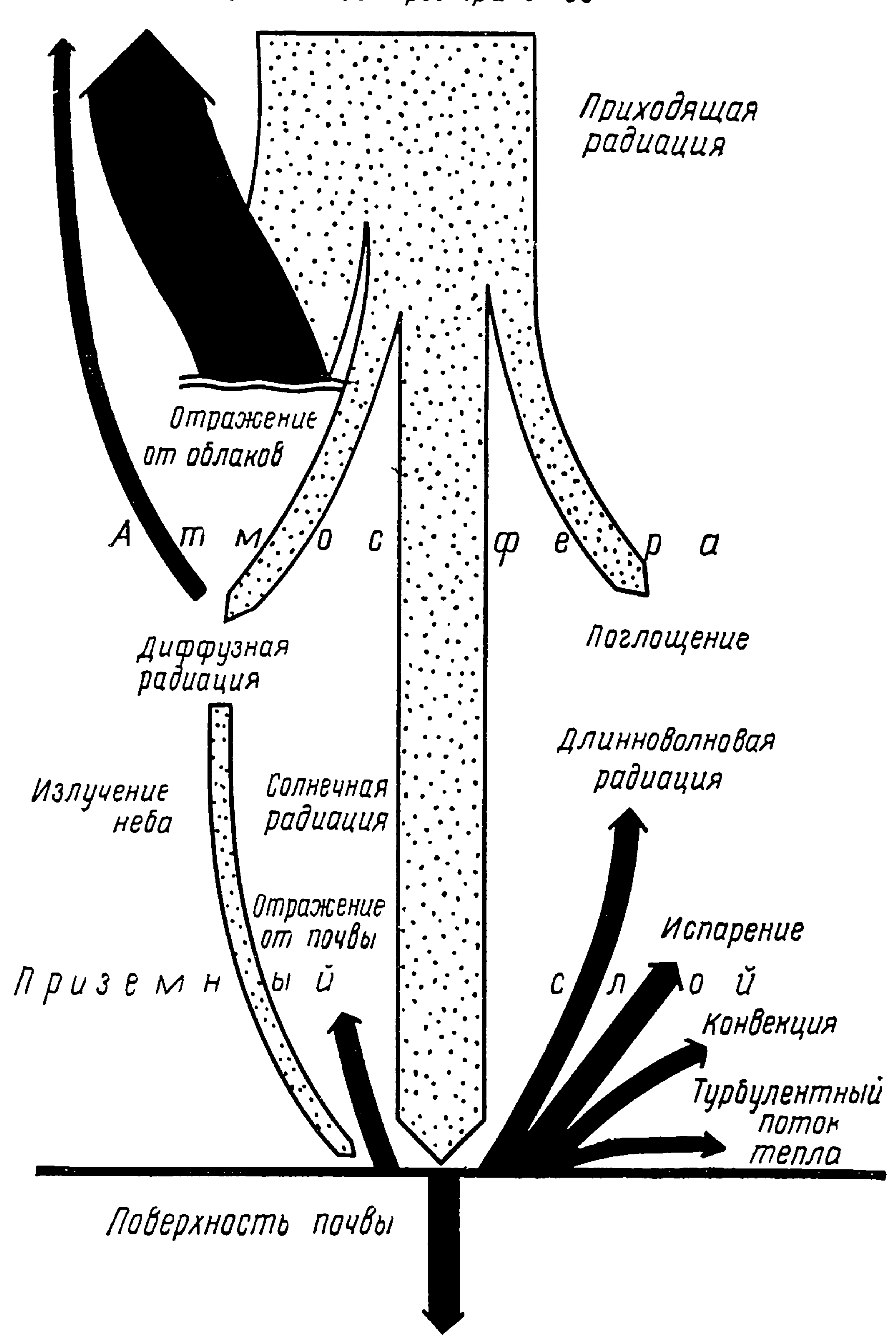
Быть может, заниматься наукой — это лишь неутомимо все вновь и вновь открывать очевидное. Хороший тому пример — микроклимат. Сначала ученые обнаружили макроклимат, который, как оказалось, серьезно влияет на здоровье человека. После того как были найдены принципы измерения температуры, влажности и давления, нужно было проводить эти измерения в сопоставимых условиях. Задача была решена созданием специальной проветриваемой будки, приборы в которой установлены на высоте двух метров над лужайкой.

Но условия, которые создаются в метеорологической будке, мало соответствуют условиям, характерным для жилья человека. Отсюда возник ряд трудностей, с которыми до сих пор еще не удалось окончательно справиться; ведь не сидит же человек всю свою жизнь на лужайке у метеорологической будки — справедливее полагать, что жизнь его протекает в доме, куда он укрывается от холода или сильной жары. Один физиолог заметил даже, что добрая половина человеческой жизни проходит при 30° — температуре, которая устанавливается в постели во время сна. Но в наши задачи не входит изучение медицинской климатологии.

В то же время немецкий ученый Рудольф Гейгер нашел, что условия в будке на высоте двух метров, то есть примерно на уровне роста человека, ничего общего не имеют с тем, что наблюдается у его ног или на вершине большого дерева. И Гейгер делает вывод: необходимо создать новую отрасль науки — *микроклиматологию,* изучающую особые метеорологические условия в слоях, столь важных для ботаников и энтомологов.

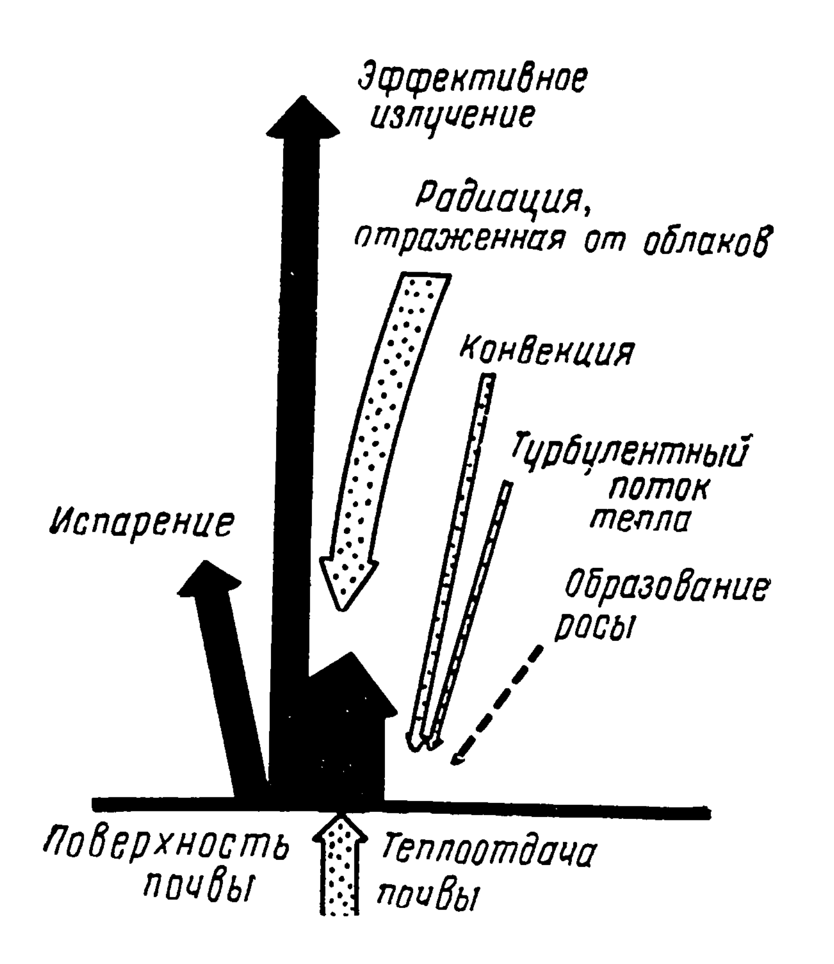
ПРОБЛЕМЫ ОБОРУДОВАНИЯ

Гейгер с первых же шагов испытывал тяжелые затруднения с приборами, такие тяжелые, что даже предложил определить микроклиматологию как науку, которая рожда-



Различные пути, по которым поверхность почвы получает или теряет тепло *в течение дня.*

Светлые стрелки показывают приток тепла, темные — потери; ширина стрелок соответствует относительной интенсивности каждого процесса (по Гейгеру).



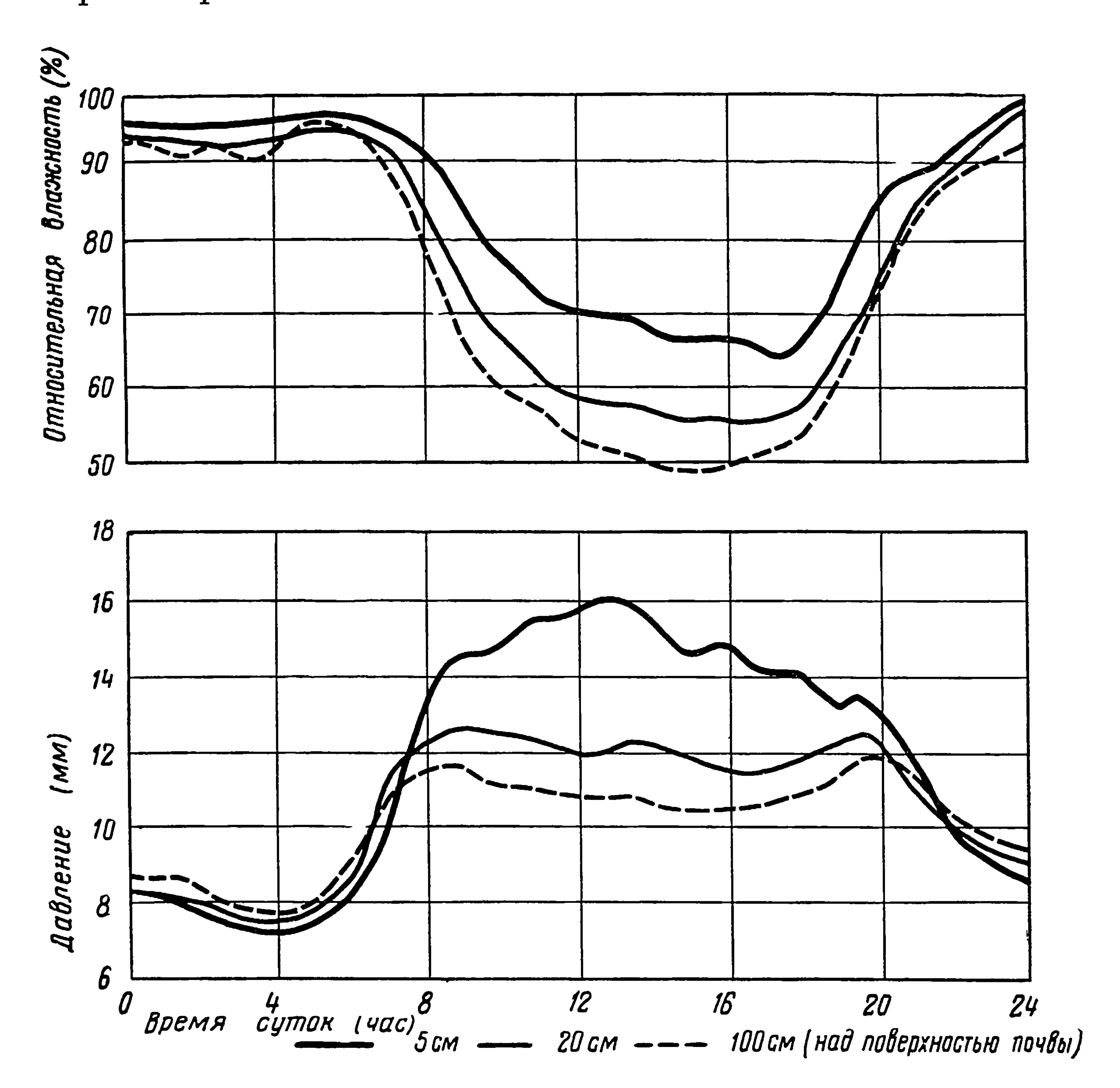
Различные пути, по которым поверхность почвы получает или теряет тепло *после захода солнца.*

Светлые стрелки показывают приток тепла, темные — потери; ширина стрелок соответствует относительной интенсивности каждого процесса (по Гейгеру).

ется в «момент, когда метеоролог переходит на новые приборы». Поскольку это неясно для неспециалиста, будет уместно кое-что разъяснить.

Возьмем, например, измерение температуры. Микроклиматолог ответит иронической улыбкой на ваше предложение использовать здесь простой термометр. Дело в том, что если вы хотите измерить температуру в сантиметре от земли, то метеорологическая будка обычного типа самой своей массой внесет коренные изменения в то явление, которое вы хотите зарегистрировать; будка будет получать тепло (от солнца) и излучать его, а температура микроклиматических зон, как мы увидим, меняется иногда от сантиметра к сантиметру. Стало быть, от будки нужно отказаться, но без нее резервуар термометра будет подвергаться, с одной стороны, прямому воздействию солнечных лучей, а с другой — излучению, отражаемому почвой или растениями; обработка снятых с прибора показаний станет невозможной. Было решено защитить резервуар двумя цилиндрами из тонкого никелированного металла; через них просасывается воздух, чтобы разогретые солнцем металлические цилиндры не стали в свою очередь источником

вторичного излучения. По прошествии нескольких минут между цилиндрами и циркулирующим воздухом устанавливается тепловое равновесие, и тогда снимают показания термометра.



К середине дня относительная влажность и давление повышаются. По мере удаления от поверхности почвы возникают два противоположных явления: относительная влажность больше изменяется на высоте 100 сантиметров, чем на высоте 5 сантиметров, а давление — в припочвенном слое (по Гейгеру).

Ничто не мешает нам поставить рядом с первым термометром второй, но с резервуаром, обернутым влажной тряпкой. Циркуляция воздуха вызовет испарение воды, что отнимет какую-то часть тепла у этого термометра, и, следовательно, он будет показывать более низкую температу-

ру, чем первый, причем она будет тем ниже, чем ниже влажность окружающего воздуха. Так был создан прибор, названный психрометром. Сопоставив с помощью специальных таблиц данные, снятые с сухого и влажного термометров, можно рассчитать характеристики влажности.

Остальные измерения производятся методами, более близкими к классическим. Суммарная солнечная радиация измеряется обычно термоэлектрическим элементом, у которого зачернена поверхность, обращенная к солнцу. Для микроизмерений, производимых, скажем, на разных участках поверхности листа, используют термопары.

Но если измерять радиацию на открытом участке совсем не сложно, то эту же задачу невероятно трудно решить в лесу. Все видели на поверхности почвы круглые пятна света от солнечных лучей, проходящих сквозь ветви деревьев. Как же при таком положении, не проделав множества измерений, вычислить то *среднее* количество радиации, которое приходится, например, на квадратный метр поверхности почвы? Это крайне сложно, и мы еще не овладели достаточно совершенными методами.

Не менее трудно найти количественные характеристики *дождя*. Казалось бы, чего проще: ставь на открытой площадке цилиндрический сосуд — дождемер и измеряй в сантиметрах дождевую воду, которая в него попадает. Но все оказалось совсем не так просто, когда один немецкий метеоролог, движимый духом противоречия, поставил десятки дождемеров на расстоянии нескольких метров друг от друга. Это помогло ему установить, что показания приборов не совпадают и что *дождь к тому же имеет совершенно неправильную структуру*. А уж под деревьями и вовсе все обстоит иначе. Известно, что деревья задерживают какую-то часть капель, потому-то мы и прячемся под ними от дождя. Но какая именно часть капель оказывается перехваченной? Это немаловажно для животных, обычно живущих под прикрытием растений. Кларк сконструировал остроумный и в то же время очень простой аппарат, который он назвал интерцептометром — «перехватчиком». Представьте себе бак с основанием в квадратный метр и поделите его на бачки десятисантиметровой высоты. Если пять таких бачков поставить на землю на пшеничном поле, а другие пять поместить над стеблями, разница между показателями верхних и нижних бачков будет полностью соответствовать интерцептивной способности растений. Эта

способность значительна: стебли растений легко задерживают до 60% воды дождей слабой или средней силы. Выходит, что насекомые, ползающие по земле на пшеничном поле (а их, как мы увидим, немало), живут, если говорить об осадках, в более сухом, чем на открытой местности, климате. Правда, сюда и солнечных лучей попадает меньше, так что климат более прохладен.

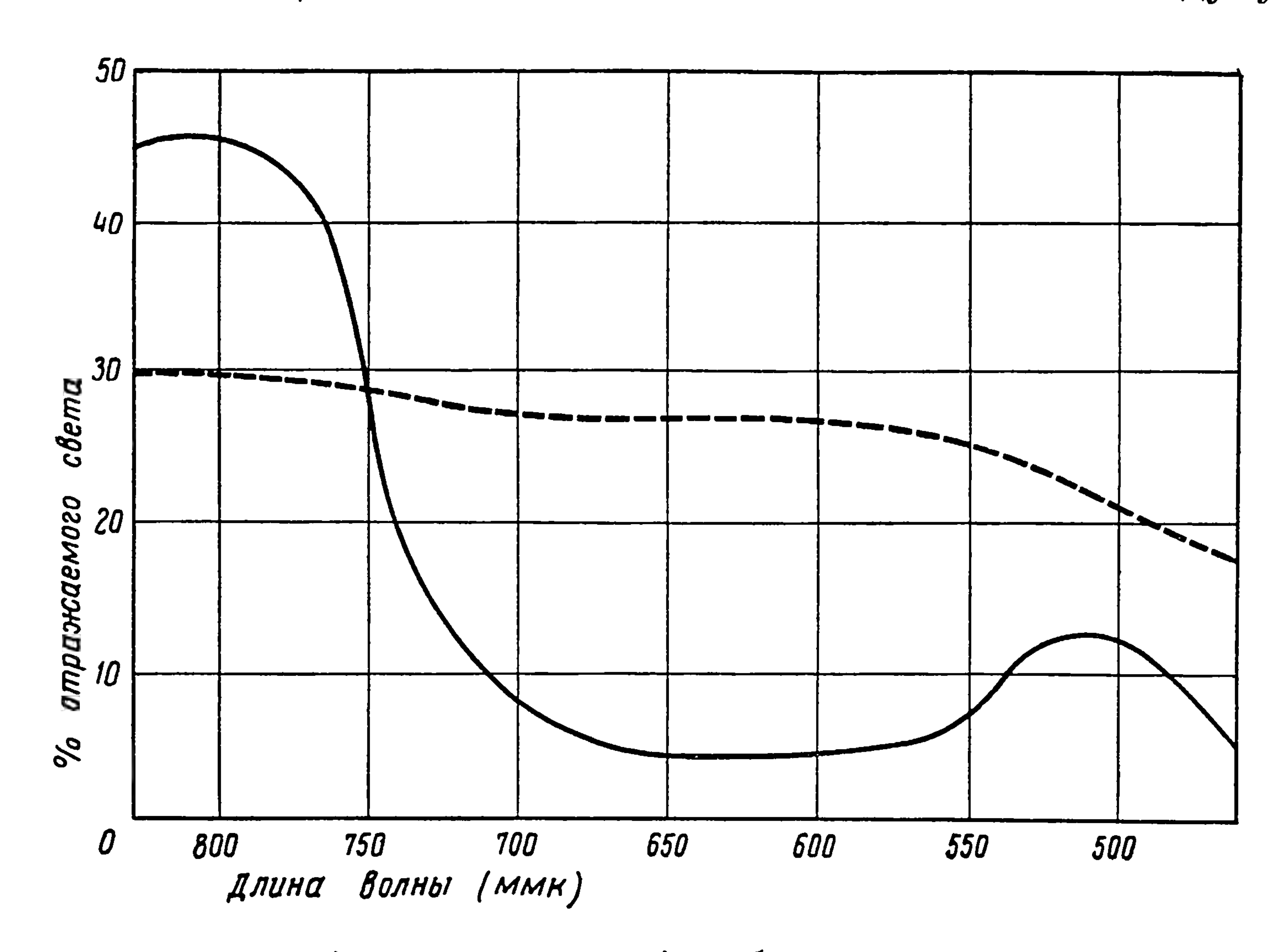
РАСТЕНИЕ И МИКРОКЛИМАТ

С точки зрения биоклиматолога следует учитывать свойства каждого отдельного растения, а главное — его участков, представляющих особый интерес, например листьев. Одна часть солнечных лучей, падающих на лист, отражается, другая поглощается и тем самым повышает температуру листа, наконец, третья, самая малая, проходит сквозь лист.

Отражение лучей зависит от длины их волн. Ультрафиолетовые лучи поглощаются почти целиком; из видимого участка спектра отражается только одна пятая, во всяком случае не больше одной четвертой части. Зато инфракрасные лучи отражаются в большей своей части. Конечно, все это приводит к нагреванию, тем более что растение поглощает значительную часть наиболее богатых энергией солнечных лучей. Коэффициент «проницаемости листьев» для коротковолновых солнечных лучей невысок. Для видимого участка спектра он колеблется от 5 до 20%, достигая максимума в желтой и зеленой частях спектра, но самая большая проницаемость приходится на инфракрасные лучи, хотя и они в значительной мере, чуть ли не наполовину, отражаются. Гейгер об этом так сказал: «Если бы наш глаз видел инфракрасные лучи, сень лесов казалась бы нам не зеленой, а инфракрасной».

В силу таких особых свойств, проявляющихся по отношению к солнечным лучам и к испарению (для испарения одного грамма воды при разной температуре требуется от 570 до 600 калорий), температура у растений не та, что у окружающего их воздуха. Днем они теплее его, ночью — холоднее. Но при сильной облачности или тогда, когда растения полностью затенены, их температура приближается к температуре воздуха. В дальнейших исследованиях с помощью термопар стало возможным измерять температуру поверхности листа. Она, естественно, зависит от по-

ложения листа относительно лучей, а также от вида растения; обычно это средняя величина между температурами почвы и окружающего воздуха. Губер вывел совершенно поразительные кривые, из которых явствует, что толстые мясистые листья *Echinocactus* по температуре приближаются к почве, а более тонкие листья *Lactuca* — к воздуху.



Трава на лугу (сплошная линия) избирательно отражает свет в зависимости от длины его волны; «мертвая» поверхность, такая, как поверхность бетона (пунктирная линия), отражает его более ровно (по Заубереру).

Вагонер и Шоу (1952) исследовали температуру листьев картофеля и томата. На солнце она оказывается на 3—8° выше температуры окружающего воздуха, а в тени — на 0,8° ниже. Кроме того, даже в температуре одних и тех же листьев в зависимости от того, как они расположены, параллельно или перпендикулярно по отношению к солнечным лучам, обнаружена разница в 3°.

Понятно, что это следует учитывать при изучении, например, минирующих насекомых: вся жизнь их проходит даже не просто внутри листа, а внутри одного какого-нибудь его слоя, например в палисадной ткани. Разность между температурами воздуха и растений может доходить в мясистых листьях до 11°, а в листьях магнолии — до еще

больших пределов. Такие высокие температуры, как 56°, были зарегистрированы на поверхности листьев и внутри них! Как далек этот микромир от нашего мира! А ведь именно в нем и живет масса насекомых, хотя бы, к примеру, тли.

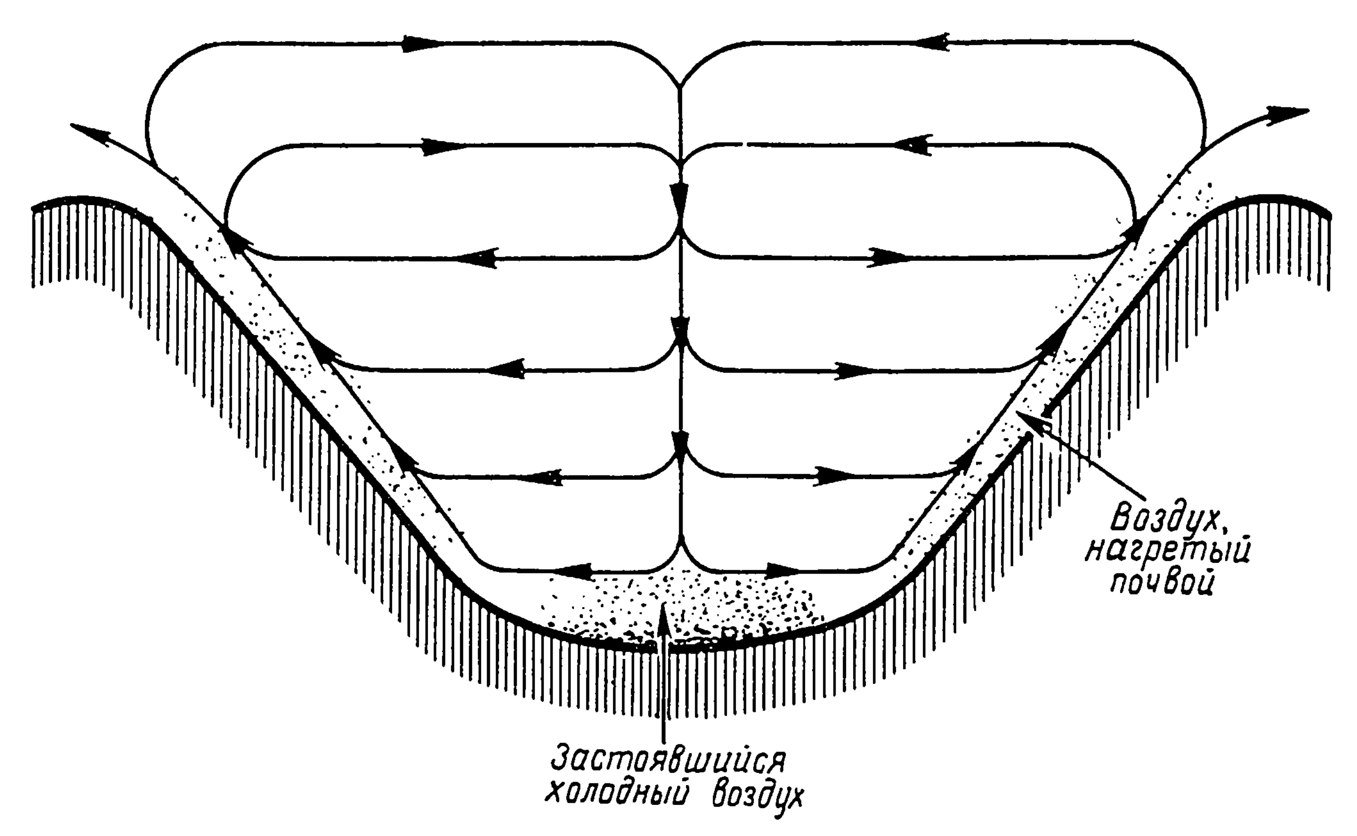
Говоря о влиянии излучения на температуру тела насекомых, не нужно забывать, что речь идет о животных с изменчивой температурой, у которых способность к терморегуляции либо ничтожна, либо вовсе отсутствует. Следовательно, они по-разному реагируют на излучение в зависимости от размеров, образа жизни, формы и цвета (табл. 1).

Таблица 1

Влияние излучения на температуру различных насекомых
(по Мацеку Фиалла, при 32° по зачерненному термометру)

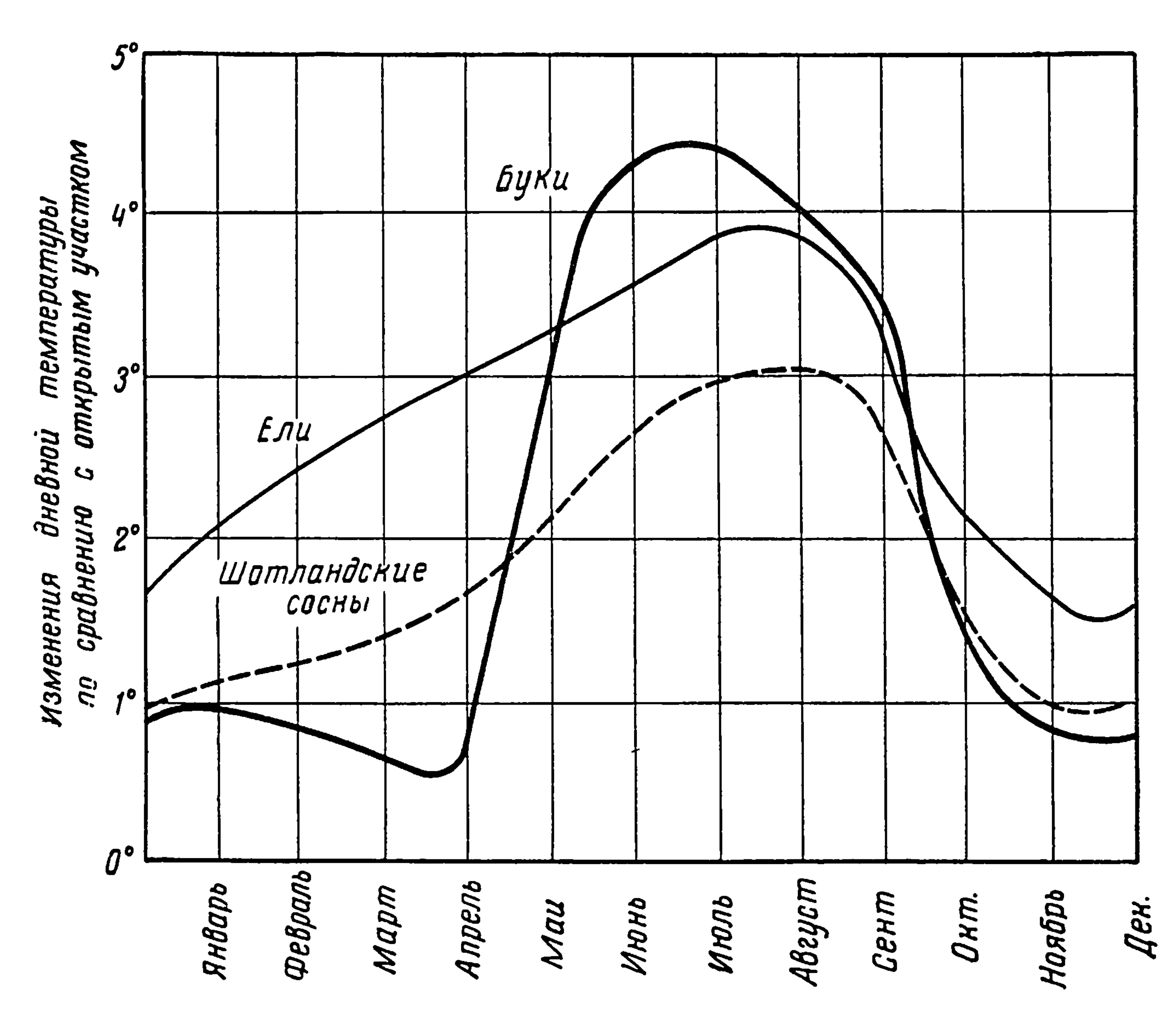
Насекомые	Условия освещения	Температура насекомого, °С	Температура воздуха, °С	Разница, °С
Bombus	На солнце	37,5	26	+11,5
Xylocopa	« «	35	26	+ 9
Apis	« «	31	26	+ 5
Anisoplia	« «	29	26	+ 3
Asilus	« «	28,5	26	+ 2,5
Стрекоза	« «	28,3	26	+ 2,3
Бабочка	« «	27	26	+ 1
Бабочка	В тени	25,5	26	— 0,5
Стрекоза	« «	26	26	0

У гусениц крапивницы температура тела может повыситься на солнце до 39,9° при температуре воздуха не выше 15,6°. Зато ночью или в тени температура их тела, как и у бабочек, приближается к температуре воздуха. В полете крапивница подвергается двойному нагреванию: изнутри — от работы мышц, приводящих в движение крылья, и извне — от солнечных лучей; поэтому-то ее и можно встретить в горах Кавказа на высоте 4000 метров, где температура воздуха не поднимается выше 0°. Но есть мелкие виды, вроде *Erebia aethiops,* не способные на такие рекорды: из-за относительно большей поверхности тела они теряют больше тепла и, стало быть, должны больше получать его от солнечных лучей; движение мышц само по



Поперечный разрез долины, показывающий циркуляцию воздуха в течение дня.

Склоны долины прогреваются и нагревают соприкасающийся с ними слой воздуха, который стремится подняться вверх. Одновременно холодный воздух стекает в глубь долины и образует воздушное «озеро» (по Вагнеру).



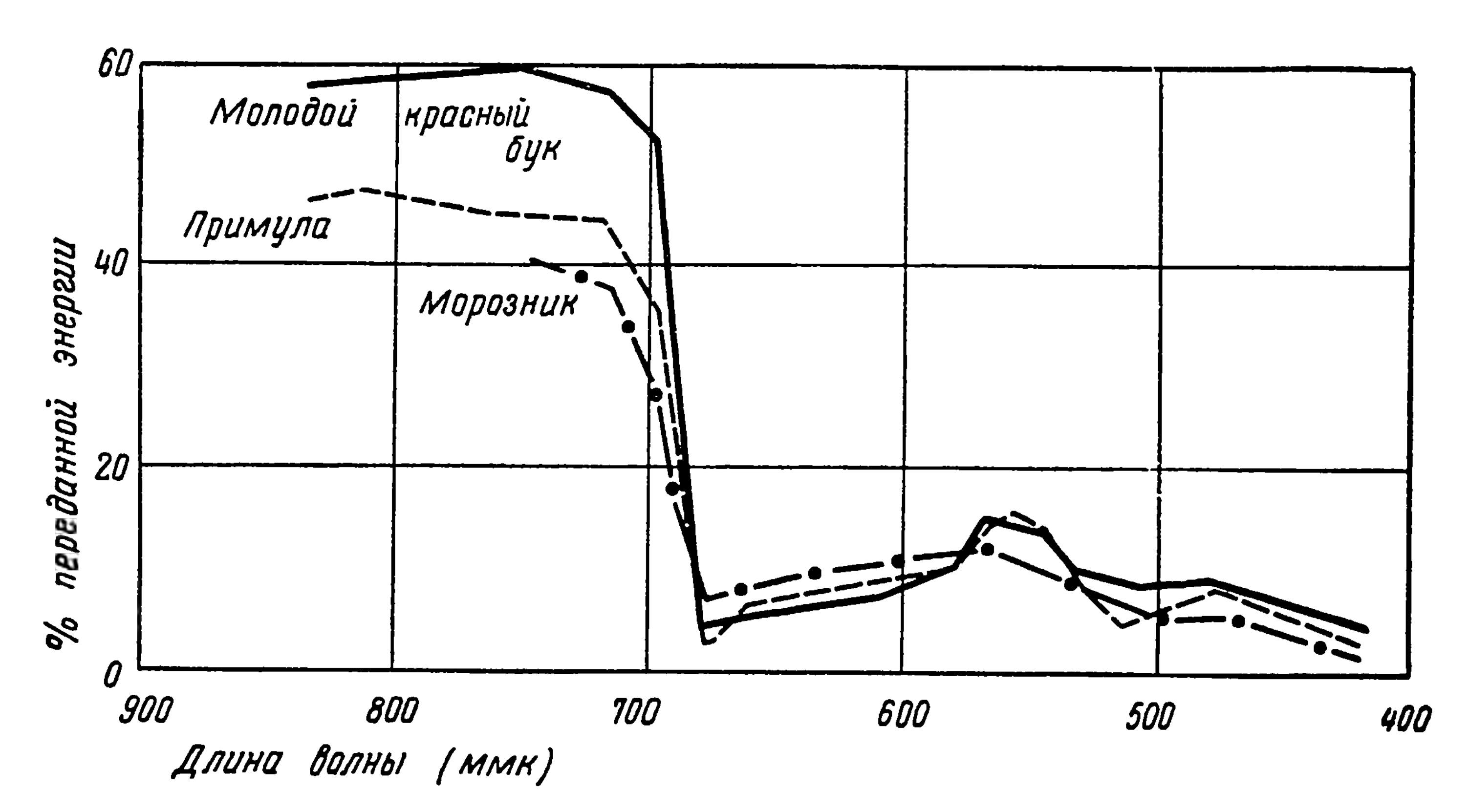
Колебания температуры в лесу всегда меньше, чем в открытом поле; это особенно заметно в летние месяцы. В старом лиственном лесу они проявляются четче, чем в хвойном, причем под широколиственными деревьями — в большей степени, чем под узколиственными (по Мюттриху).

себе не может в нужных пределах повысить температуру их тела.

То, что на первый взгляд кажется мелочью, может довольно существенно влиять на распределение температур. Известно, например, что холодный воздух тяжелее теплого. На этом явлении основан полет воздушного шара, наполненного подогретым воздухом. Но, подобно воде, холодный воздух струится по склонам и застаивается у препятствий. То же, только в более мелком масштабе, происходит и в растениях. Так, Ульрих и Мад обнаружили капельку холодного воздуха внутри листа кактуса, приподнятые края которого образуют впадину. Можно было бы привести еще немало подобных фактов. У многих растений встречаются органы с глубокими, открытыми сверху впадинами, в которых также должен собираться холодный воздух, создавая для животных, находящих в них приют, «микроответвление их микромира».

МИКРОКЛИМАТ ЦВЕТКОВ

Чрезвычайно своеобразен микроклимат цветков. Он зависит от формы и окраски цветка. Особенно интересен биотоп «полых» цветков. Его тепловой режим был изучен немецким биофизиком Бюделем (1957). Гигрометрические показатели биотопа цветка существенно отличаются от гигрометрических показателей внешней среды; кроме того,



Листья отражают солнечные лучи избирательно и притом по-разному в зависимости от вида растения.

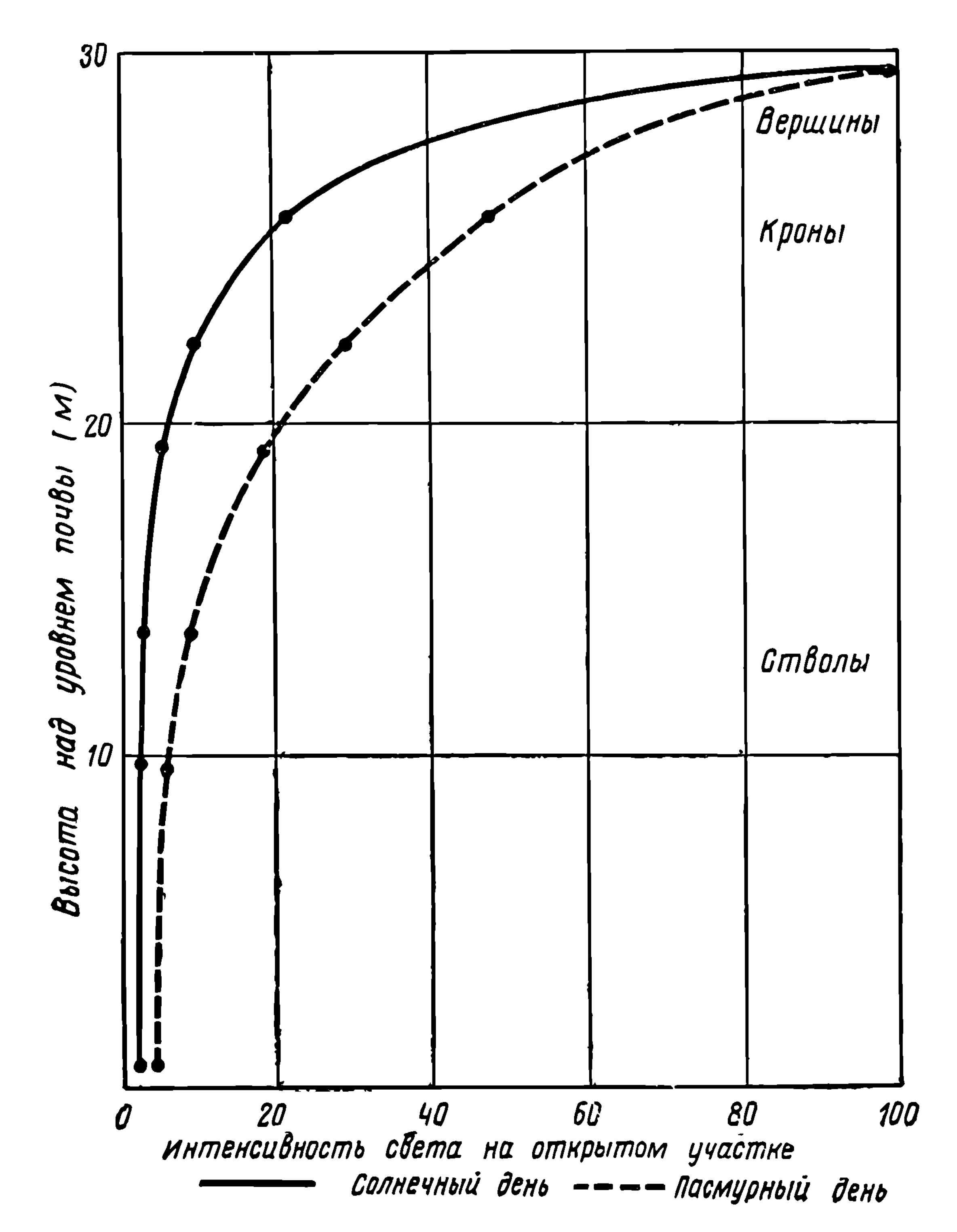
из-за активного обмена веществ состав газа в отдельных частях цветка, по всей вероятности, должен быть иным, чем во внешней среде, но, насколько я знаю, никто не пытался его анализировать. А это было бы важно: ведь множество насекомых, обитающих в венчиках цветков, живут в каком-то удивительном мире, о котором мы даже и не подозреваем. Като (1943) попытался изучить тепловой микроклимат цветка хризантемы. Климат этот оказался далеко не прост. Существует не менее трех типов его: в первом типе температура почти одинакова на всей поверхности цветка, во втором она выше на лепестках, в третьем — на чашелистиках. Все это пока довольно трудно объяснить.

МИКРОКЛИМАТ ЛЕСОВ

Наибольшее влияние на климат каждого района оказывает листва больших деревьев, что, по-моему, может служить прекрасным примером того, как создается микроклимат. Изучение его потребовало прежде всего обеспечить метеоролога соответствующим оборудованием: пришлось сооружать на определенном расстоянии друг от друга вышки не ниже, а то и выше 25 метров и устанавливать на них метеорологические записывающие приборы. Немецкие метеорологи делали это уже в 1927 году. Но, увы, энтомологи не поднимались по лестницам метеорологов, хотя отдельные наблюдения и говорили, что в лесу, в «зоне вершин» таится не открытый никем материк. Вершины деревьев и в самом деле не стали до сих пор излюбленным местом прогулок энтомологов. Однако известно, что климатические условия там на редкость своеобразны и весьма отличны от тех, которые регистрируются приборами на уровне земли. И температурные, и гигрометрические показатели, и объем осадков, и энергетический баланс, и режим ветров — все совсем иное. Конечно, это не может не влиять на фауну; известно, например, что некоторые виды слывут редкими только потому, что обитают на вершинах деревьев и лишь в виде исключения попадают на почву. Такой образ жизни ведет хорошо известный всем натуралистам красивый жук из группы бронзовок *Potosia speciosissima*.

Но рассмотрим внимательнее климатические характеристики леса. Быть может, наиболее своеобразная среди них — *энергетический баланс*. Лесные насекомые, за ис-

ключением тех, что обитают на вершинах деревьев, получают далеко не то освещение, какое приходится на долю живущих под открытым небом. Например, оранжевая часть спектра теряет 8% своей интенсивности на открытом месте; зеленые лучи легко проникают в глубь зеленого

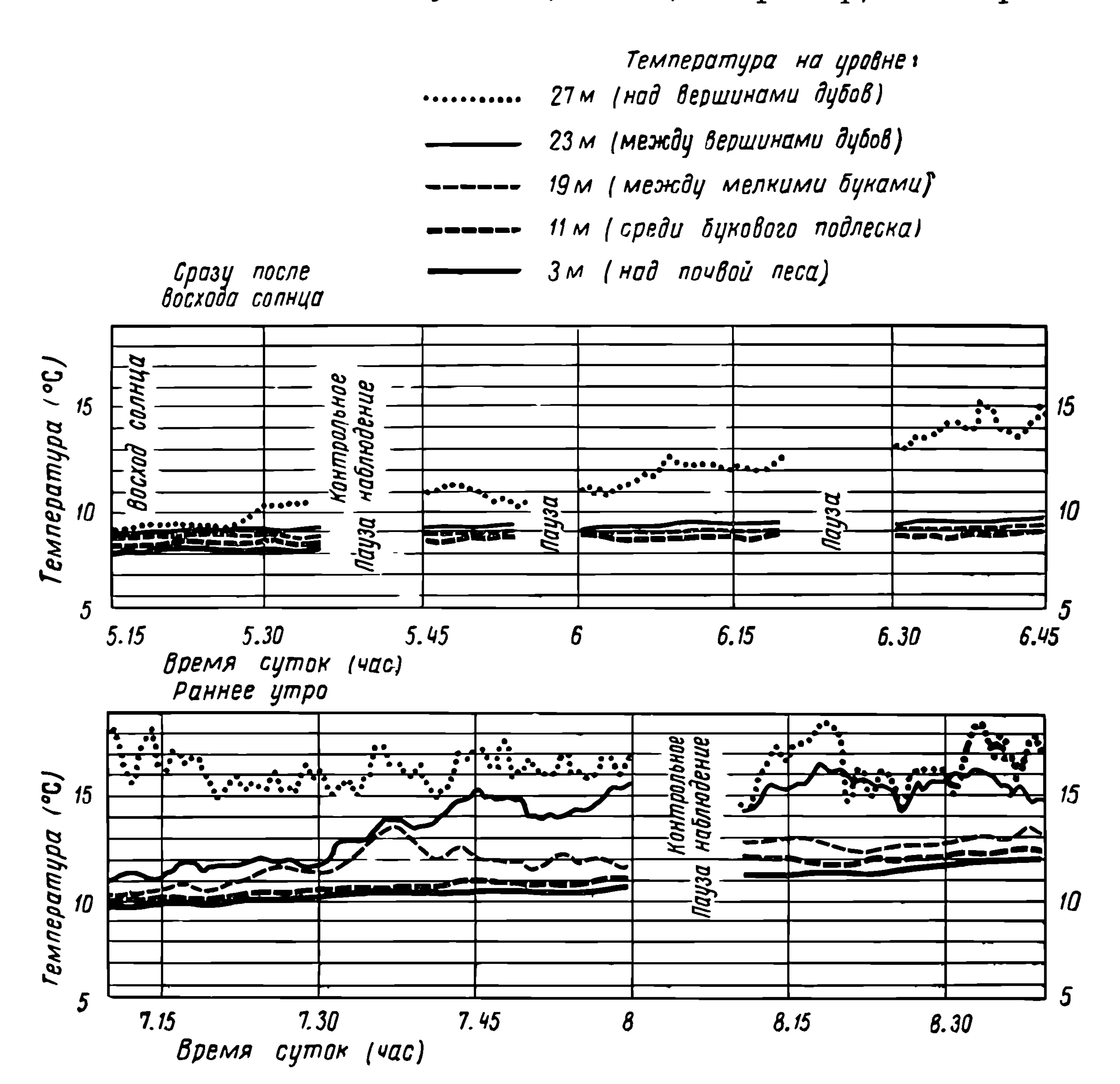


В буковом лесу (возраст деревьев 120—150 лет) интенсивность света быстро уменьшается к зоне, расположенной ниже уровня крон. В солнечную погоду это проявляется сильнее, чем в пасмурную, когда облака рассеивают свет (по Траппу).

пологa леса; довольно хорошо проходят сквозь листву и инфракрасные лучи. Но в целом (включая и инфракрасные лучи) до почвы леса доходит лишь небольшая доля солнечного излучения.

Безусловно, речь идет о средних показателях. Есть зоны, настолько сильно затененные, что и фауна и флора

здесь, под очень густой листвой, заметно беднее. Почва, получающая меньше 16% общего излучения, остается обнаженной, при дозе 16—18% показываются первые мхи, при 22—26% — ягодные кустики, такие, например, как черни-

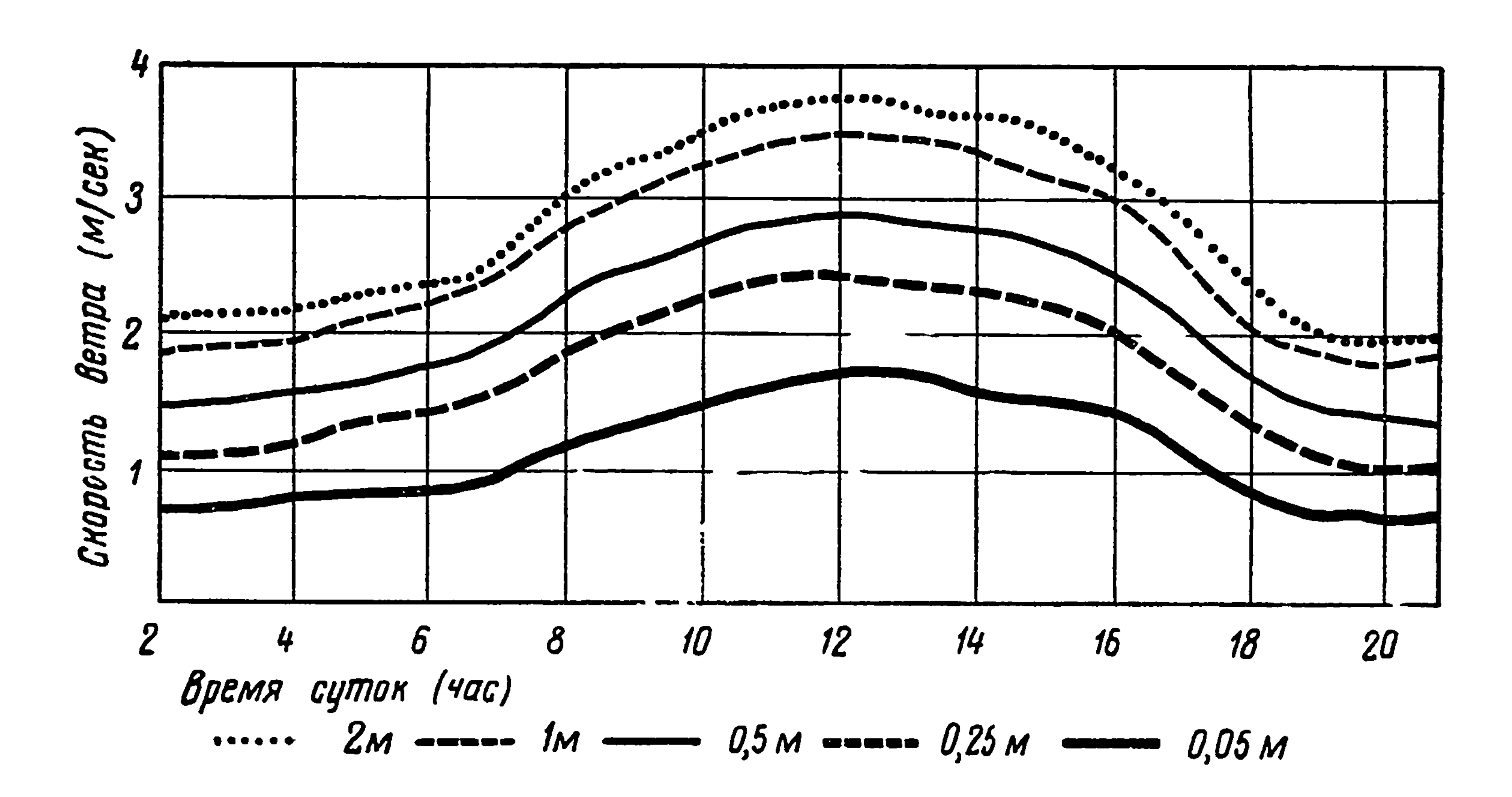


Скорость прогревания воздуха в смешанном лесу (из дубов и молодых буков) в течение трех часов после восхода солнца.

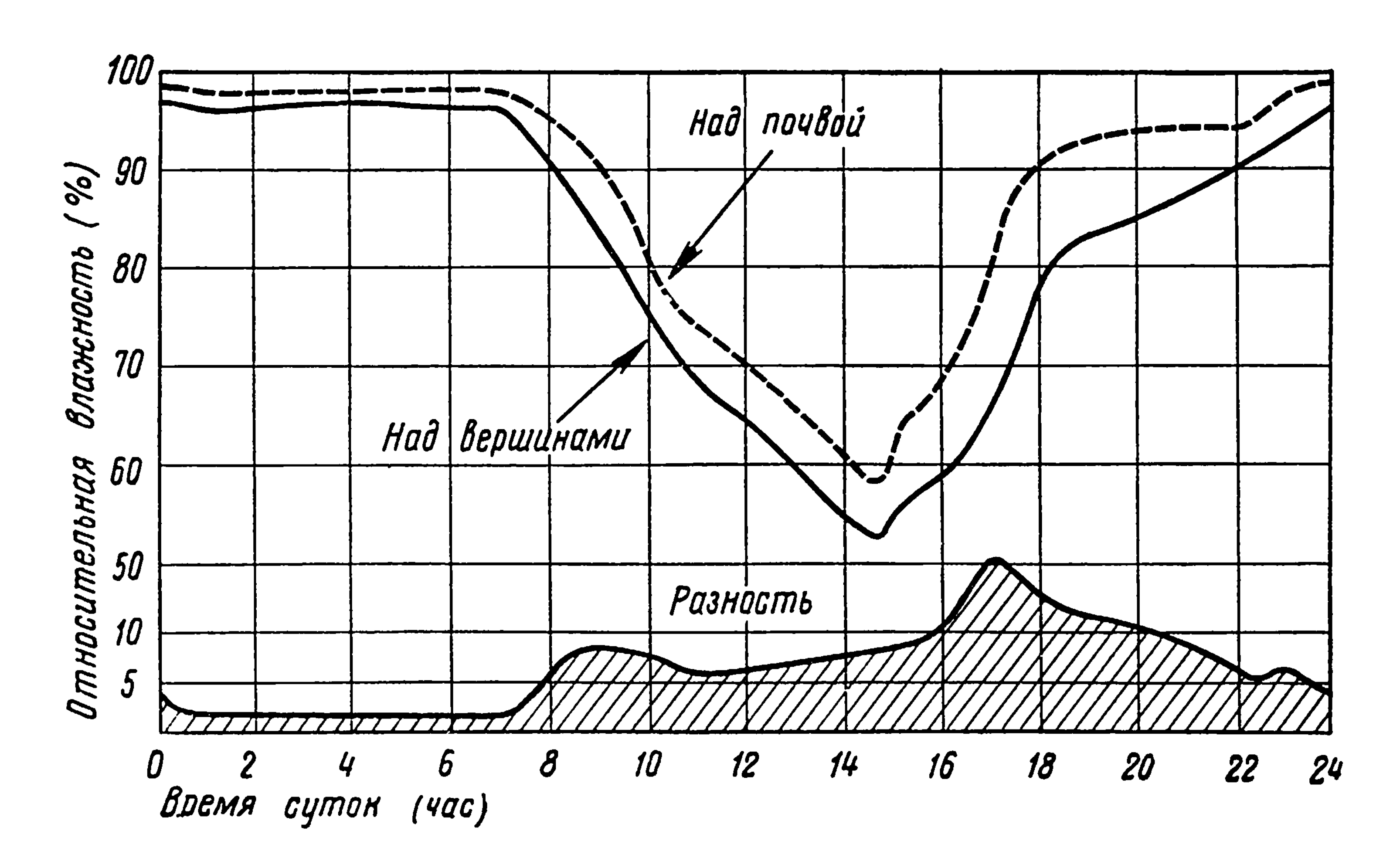
Графики показывают повышение температуры на разных уровнях (по Гейгеру и Аманну).

ка, но еще очень редкие. Для того чтобы почва покрылась растениями, до нее должно доходить больше 30% солнечных лучей.

Температура воздуха в лесу всегда ниже температуры открытых мест и претерпевает значительные изменения на разных уровнях. Утром, когда всходит солнце, самая хо-



Над обнаженной почвой скорость ветра возрастает пропорционально высоте и на всех уровнях всегда больше к полудню (по Хельману).



В еловом лесу относительная влажность всегда больше у самой почвы, нежели над кронами, особенно к концу дня.

лодная зона дубравы — крона деревьев на высоте 23 метров, самая теплая — у почвы. Но чем выше поднимается солнце, тем быстрее нагревается крона; вскоре этот слой становится на 5° теплее остальных, еще хранящих ночную прохладу.

Летним утром мир насекомых в постепенно нагревающемся подлеске начинает шевелиться только после 7 часов. Чтобы нагрелся, наконец, самый затененный, приземный слой, должно пройти не меньше трех часов после восхода. К середине дня наиболее теплой остается все еще зона вершин, а в подлеске, где уже установилось равновесие, оно будет держаться на протяжении всего дня с поразительным постоянством. Всю ночь в лесу сохраняется очень ровная температура с двумя зонами минимума: одна — у самой почвы, куда оседает более тяжелый воздух, другая совершенно неожиданно открыта Зельтцером на вершинах деревьев (что не так-то легко объяснить).

Влажность в лесу высока, по-видимому, из-за относительно низкой температуры, а также из-за недостаточной циркуляции воздуха среди стволов. Роса здесь выпадает очень редко: она ограничена зоной вершин, но зато там роса так обильна, что лучам солнца приходится иногда трудиться по нескольку часов, чтобы она испарилась. В более поздние часы влажность поддерживается двумя источниками — зоной вершин, где идет интенсивное испарение, и почвой. Это весьма любопытно, так как по мере приближения к почве леса температура повышается лишь незначительно, в то время как гигрометрические показатели очень высоки, особенно там, где развит растительный покров. Эти показатели возрастают до самого вечера благодаря непрерывному перемещению влаги, вызываемому испарением в вершинах; в это время разница между гигрометрическими показателями на уровне почвы и у самой вершины кроны достигает более 25%, как это наблюдал Гейгер.

Ветры и дожди в лесу значительно слабее — в этом может убедиться каждый. Данные, полученные Гейгером, который поставил в сосновом лесу на 188 часов шесть анемометров, отражены в таблице 2.

Эти цифры лишний раз доказывают (впрочем, нужны ли еще доказательства?), что насекомые — обитатели вершин живут в совсем иной среде, нежели их собратья, обитающие на почве. Скорость ветра измеряли и по-иному, еще более точно, подсчитывая число спокойных часов в ду-

Таблица 2

Скорость ветра в еловом лесу на различных уровнях
(по Гейгеру)

Положение анемометра	Высота над поверхностью земли, *м*	Средняя скорость ветра, *м/сек*
Над вершиной	16	1,61
На самой вершине	13	0,9
В кроне	10	0,69
В верхней части ствола	7,4	0,67
На уровне середины ствола	4,25	0,69
На почве	1	0,60

Таблица 3

Число часов затишья на разных уровнях, в дубовом лесу

Положение анемометра	Высота над поверхностью земли, *м*	Число часов затишья	
		до появления листьев	после появления листьев
Над кроной	27	0	10
В кроне	24	8	33
В нижней части кроны	20	35	86
Над почвой	4	67	98

бовом лесу (часов, когда анемометр остается неподвижным). Полученные данные сведены в таблицу 3.

Определить интенсивность дождя гораздо труднее из-за интерцепции (перехвата) капель листвой. Как мы уже знаем, Кларк пытался выйти из положения с помощью сконструированного им интерцептометра. Но прибор этот пригоден скорее для измерения интерцепции дождя растениями небольшого размера, например полевыми культурами. В лесах же, где кроны деревьев так разнообразны по форме и размеру, проблема осложняется. Устанавливать дождемер в лесу и сопоставлять его показания с показаниями такого же прибора, стоящего вне леса, бесполезно, так как уже на расстоянии одного метра могут наблюдаться большие различия. По словам Гоппе, то, что регистрирует

лесной дождемер, ни в коей мере не говорит о том, сколько осадков выпало в лесу, во всяком случае при слабом или среднем дожде. Гоппе использовал серии из двадцати дождемеров, располагаемых на равном расстоянии по двум пересекающимся под прямым углом линиям. Полученные им данные свидетельствовали, что в сосновом лесу две трети дождя не достигают почвы и остаются на кронах (речь идет о небольшом дожде). Любопытно отметить, что даже при очень сильных и затяжных дождях одна пятая часть воды никогда не попадает на землю, особенно вблизи ствола. Таблица 4 наглядно показывает, какое количество

Таблица 4

Перехват дождя соснами
(по Гоппе)

Расстояние от ствола, *м*	Осадки, %
0—0,5	55
0,5—1	60
1—1,5	63
Более 1,5	66
На опушке	76

влаги достигает почвы (в процентах по отношению к дождю, выпадающему за пределами леса).

Интересно, что под лиственными деревьями до земли доходит значительно больше влаги; это может показаться странным, так как в лиственном лесу кроны гуще, чем в хвойном. Но на иглах сосны, например, капли дождя повисают, а с широкой поверхности листьев скатываются и стекают вниз по ветвям. В результате даже при совсем слабом дожде на землю попадает больше 50% влаги. Если по стволам лиственных деревьев стекает 20% общего количества дождевой воды, то по стволам сосен — меньше 5%.

МИКРОКЛИМАТ ПОЛЯН, ПРОСЕК И ОПУШЕК

На полянах живет, а иногда только там и встречается великое множество насекомых. Поэтому очень важно выяснить, какие условия характеризуют эту микрозону. Прежде всего, очень многое зависит от размера поляны. Если он невелик, микроклимат поляны не будет существенно отли-

чаться от микроклимата леса, за исключением, конечно, количества попадающих на нее лучей. Но чем обширнее поляна, тем свободнее проникает туда ветер. Воздух здесь более подвижен, чем в чаще леса или на небольших полянках.

Впрочем, значение имеет не только размер поляны, но и его соотношение с высотой окружающих деревьев. Ланшер предложил даже формулу, по которой можно определить один из важнейших факторов микроклимата — излучение, отражаемое поляной (если известно давление водяного пара на поляне и угол, под которым наблюдатель, находящийся в центре поляны, видит деревья). Но именно в силу того, что на небольших полянках меньше ветров, климат там отличается резкими колебаниями с повышенными максимумами и минимумами. Это впервые было отмечено в наблюдениях шведских ученых. Определяя в течение августа и сентября температуры между стволами деревьев одного леса, Шуберт нашел, что они составляют в среднем 9,4°, вне леса — 9,9°, в защищенном месте посреди поляны — 10,8°. Гейгер тоже приводит ряд в высшей степени показательных цифр (табл. 5).

Таблица 5

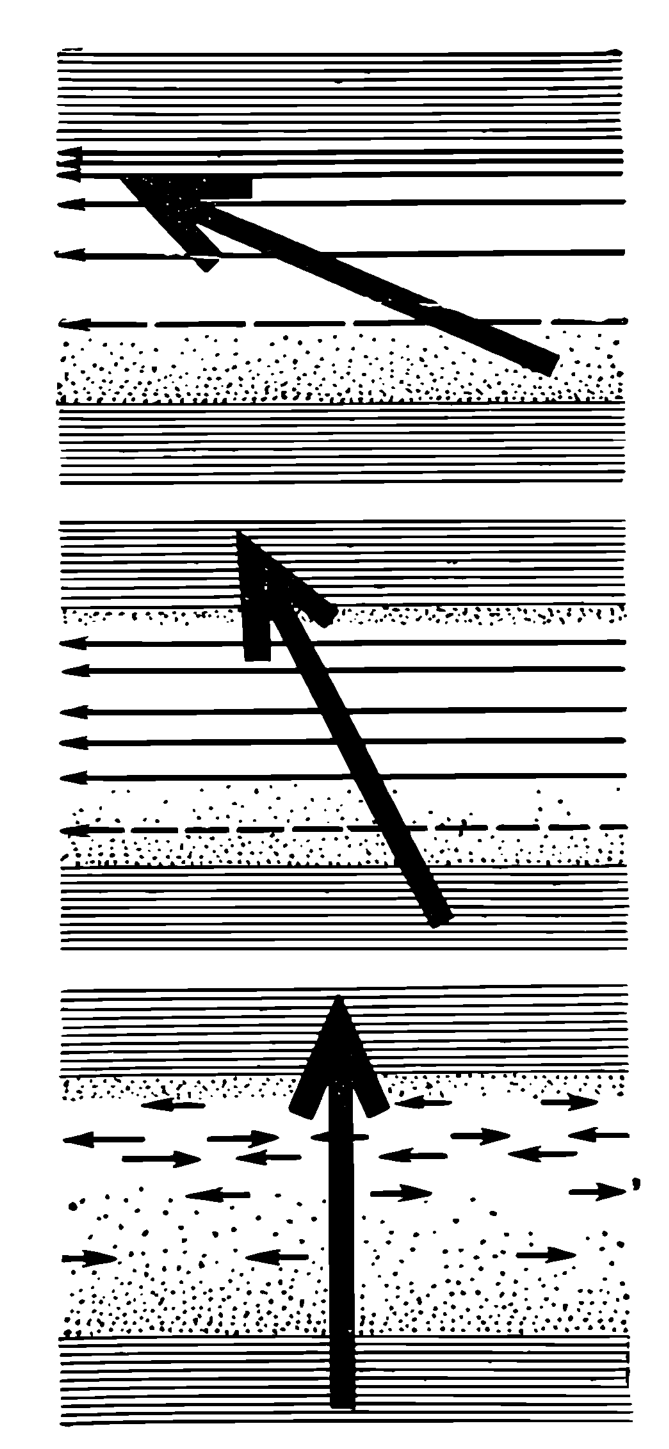
Количество дождя и температура на полянах
(по Гейгеру)

Ширина поляны, *м*	0	12	22	24	38	47	87
Количество дождя, выпавшего вне леса, по отношению к количеству дождя, выпавшего в лесу, %		87			105		102
Разница в температуре по сравнению с лесом (в полдень), °С	0	0,7	1,6	2	5,2	5,4	4,1

Зато ночью температура падает тем значительнее, чем больше поляна. Это зависит не только от интенсивности излучения, большего на большей поляне, но и от того, что холодный воздух маленьких полян смешивается с более теплым, находящимся между стволами близстоящих деревьев; кроме того, на большие поляны попадает охлаж-

денный воздух, соскальзывающий с вершин. Такое явление Гейгер назвал «ночным лесным ветром».

На опушке леса климатические условия еще более сложны. Прежде всего нужно знать, что лес, сам по себе представляющий зону покоя, как бы охвачен кольцом сильнейших тепловых колебаний (явление, подмеченное Лакуром еще в 1872 году). Вызвано это главным образом повышением средних показателей излучения, парадоксальным следствием покоя, в котором пребывает воздух вблизи леса. В зависимости от положения опушки относительно направления господствующих ветров деревья, играющие примерно ту же роль, что и холмы или возвышенности, могут повышать или понижать средний показатель интенсивности атмосферных осадков на прилегающей к ним полосе участка. Стало быть, следует ожидать, что в лесу и по соседству с ним будут встречаться разные растения и, уж конечно, разные насекомые.

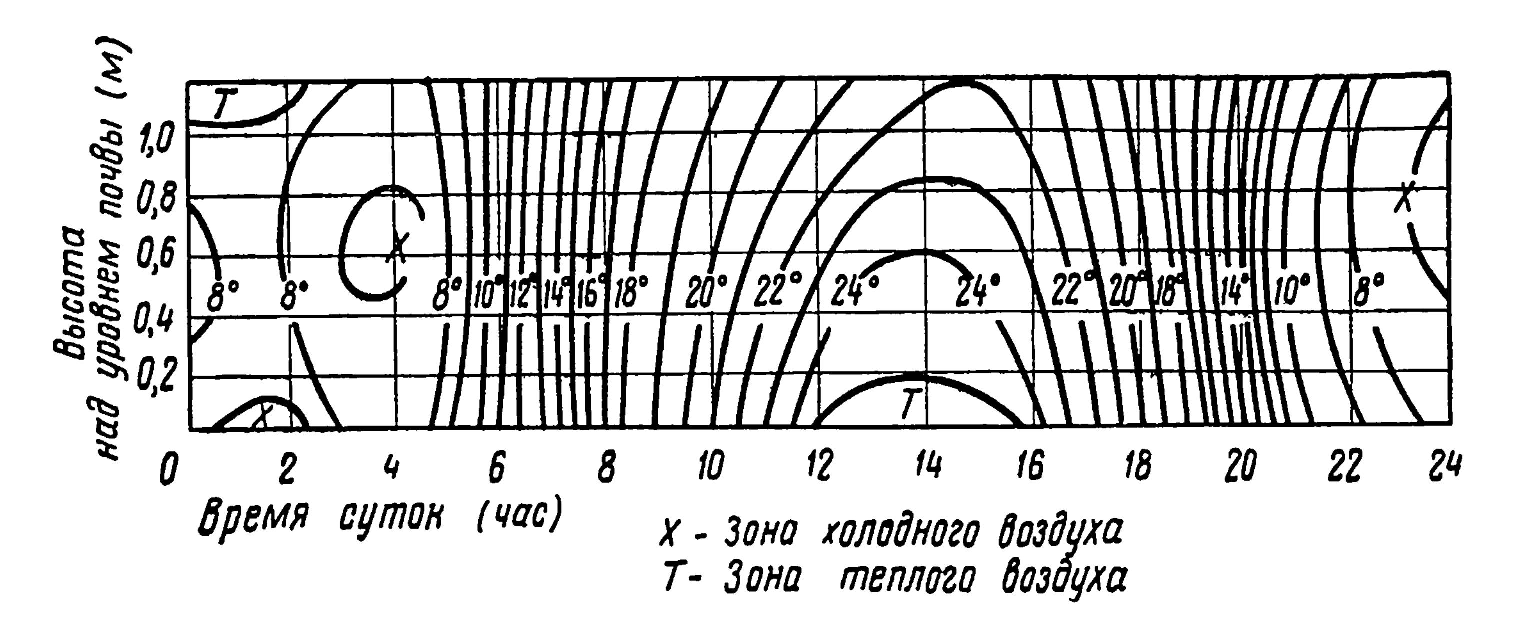


Движение воздуха на лесной поляне, условно изображенной на рисунке двумя параллельными рядами деревьев (заштрихованная зона).

Большая стрелка показывает направление ветра над кронами, маленькие — направление ветра на поляне; чем ближе маленькие стрелки одна к другой, тем сильнее ветер. Штриховая стрелка обозначает штиль (по Гейгеру).

Мало того, существуют и лесные ветры. Пример такого ветра мы уже приводили. Лес противостоит потокам воздуха, заставляет ветер отклоняться кверху; так создается на опушке зона покоя, шириной равная примерно половине высоты деревьев. Вёльфле обнаружил, что деревья хвойного леса создают большое препятствие для ветра и тем более мощное, чем сильней ветер. Приземный слой воздуха за день нагревается на открытом месте, а в лесу остается холодным; этот холодный воздух не застаивается между ство-

лами, а устремляется наружу, создавая так называемый «дневной лесной ветер». Он подобен морскому бризу, дующему днем с более холодного моря на более теплую сушу; в 1920 году Шмаусс дал ему яркое определение: «морской бриз без моря».



Температура воздуха над полем патиссонов от уровня почвы до метровой высоты (4 августа 1935 года).

В течение двух периодов (с 5 до 8 часов и с 18 до 21 часа) температура на высоте одного метра была почти ровной, а в остальное время суток образовывались зоны холодного и теплого воздуха (по Мэде).

Когда же дует «ночной лесной ветер» — о нем шла речь выше,— потоки холодного воздуха стекают с крон деревьев, устремляясь в сторону открытых пространств. Запуская дрейфующие воздушные шарики, Кохль убедился, что скорость этого ветра доходит до одного метра в секунду. На лесистых склонах он намного сильнее и может стекать в глубь долины со скоростью до трех метров в секунду.

Все же, подчеркивает Гейгер, мы еще очень мало знаем о климате лесных опушек. «Например, мы не знаем,— пишет он,— во всякое ли время года одна и та же опушка теплее других или существуют созонные колебания; всегда ли самая сухая опушка бывает самой теплой, а самая сырая — самой холодной; всегда ли температура и показатели влажности почвы соответствуют климату приземного слоя или макроклимат нарушает эту связь и т. д.» Такая недостаточность знаний тем более достойна сожаления, что, как мы увидим, проблема опушек стоит и в плане фаунистическом: здесь куда больше насекомых, чем в лесу или на открытом месте. Несомненно, опушки играют роль убежища для многих насекомых, а нам, в сущности, не известно ни почему, ни как это оказывается возможным.

Подстилка из сухих листьев служит местом обитания целых легионов лесных насекомых. Нередко энтомологи, посвятившие себя кропотливому исследованию этого биотопа и почвы, лежащей под ним, не в состоянии охватить задачу во всей ее полноте. Во-первых, следует знать, что химический состав лесной подстилки меняется в зависимости от того, о каком лесе — лиственном или хвойном — идет речь: кислотность, или, как принято ее обозначать, pH, выше под лиственными породами, кроме того, хвоя разлагается быстрее. И наконец, дождь, который омывал листья деревьев и был ими частично удержан, в конце концов все же добирается до почвы, но уже изменив свой химический состав, в частности обогатившись различными минеральными элементами. Такая вода содержит в 4—20 раз больше кальция и в 10—50 раз больше калия, чем вода дождя, выпавшего на открытом месте. Таум подсчитал, что за 6 недель дождя (100 миллиметров) почва в хвойном лесу получила от 2 до 4 килограммов кальция, натрия и калия на гектар.

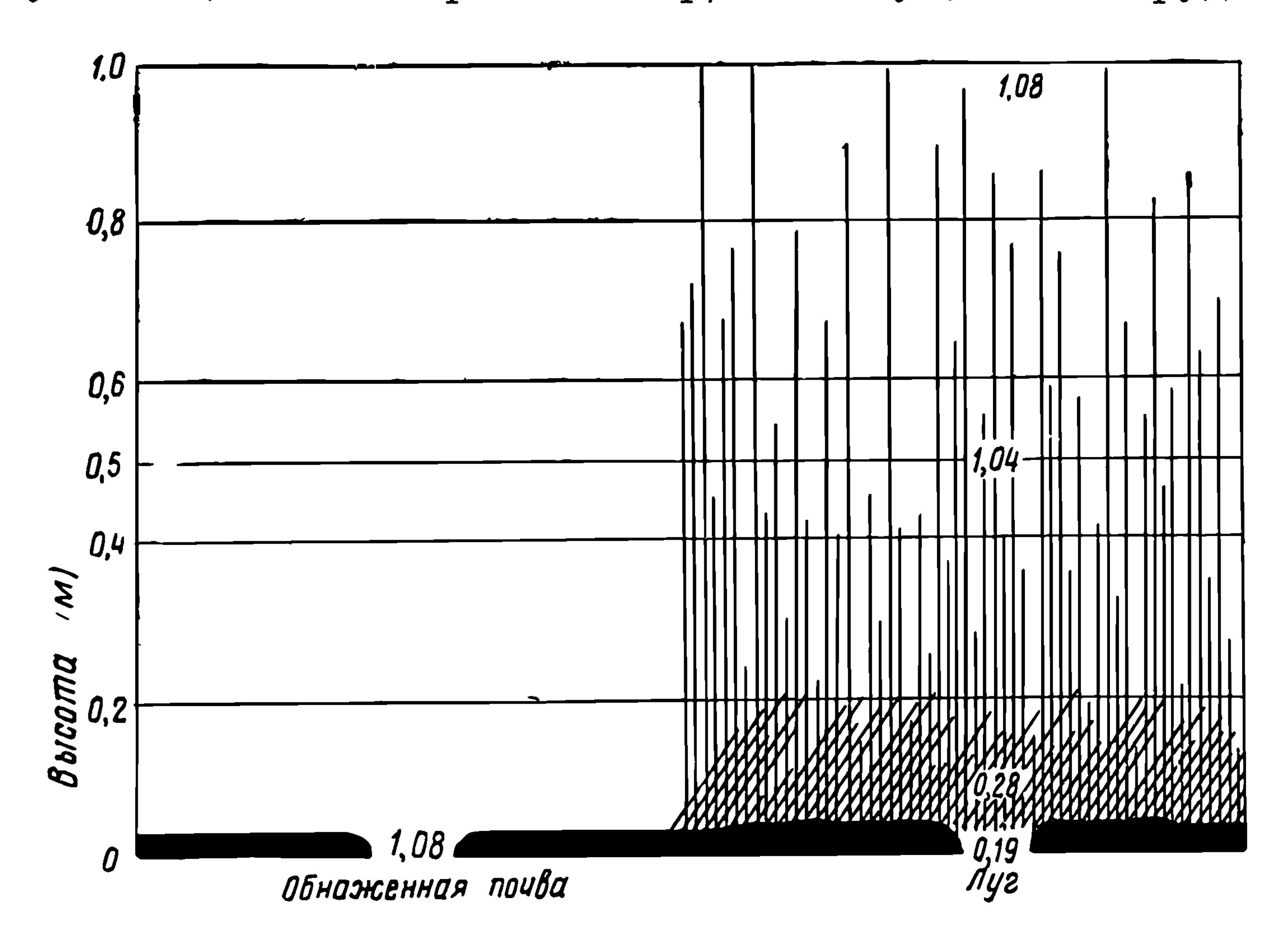
Все это приводит к глубокому изменению подстилки из опавших листьев, а обитающие в ней насекомые не могут не испытывать на себе последствий этих перемен.

МИКРОКЛИМАТ ПОЛЕЙ И НИЗКОРОСЛОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Немецкие ученые первые открыли, как важно глубже понять климатическую сторону опыта, воспроизводимого на протяжении не менее пяти тысячелетий людьми, не отдающими себе до конца отчета в том, что происходит. И действительно, землю систематически подвергают обработке, распахивают и перепахивают, тем самым каждый раз резко изменяя физическое состояние почвы, а значит, и ее фауну. Всего важнее то, что человек создает положение, довольно редко встречающееся в природе,— *почти полную однородность растительного покрова,* иногда на обширных пространствах. При этом все проблемы в известной мере упрощаются, ведь каждое растение оказывает свое, только ему присущее действие на климат местности. Поэтому гораздо проще учитывать влияние одного-единственного растения; как мы увидим в дальнейшем, это еще более верно в отношении фауны.

Проблемы, возникающие при исследовании *возделываемого поля,* зависят от того, как располагаются листья растений: вертикально, как, например, у пшеницы, или горизонтально, как у подсолнечника и у топинамбура.

Тогда в распределении излучений и температур будут наблюдаться существенные различия. «Экономику излучений», как говорит Гейгер, пожалуй, всего труднее



Постепенное поглощение радиации на поверхности луга.
Максимальная радиация, падающая на верхушки растений и на обнаженную почву, равна 1,08 радиана. Вертикальными прямыми показана высота растений (смешанная флора). Величины 1,04; 0,28; 0,19 — относительные количества радиации, достигающие соответствующей высоты (по Ангстрому).

понять в поле. Соотношение падающего и отраженного излучения подчинено сложным законам. Так, на лугу в 50 сантиметрах от поверхности почвы падающие лучи лишь слегка ослаблены, несмотря на то что длинные стебли достигают этой высоты и даже превосходят ее; в 10 сантиметрах от поверхности почвы интенсивность лучей падает до четверти той, которая регистрируется над растениями, а еще ниже — на уровне поверхности почвы — она составляет всего одну пятую. Но перейдем на клеверное поле, и мы увидим, что интерцепция света здесь гораздо выше и в 10 сантиметрах над уровнем почвы — чуть ли не

полная. Кроме того, надо учесть, что нагретые части растений излучают тепло по направлению к более холодным своим частям или отражают большую или меньшую часть излучения в зависимости от степени отражающей способности листовых пластинок. Неспециалисту трудно понять, почему при огромном различии в характере поверхностей ночное излучение одного квадратного метра голой земли и

Прибор для взвешивания росы — один из тончайших инструментов для изучения микроклимата — записывают вес росы, выпадающей на поверхность диска, площадь которого известна.

одного квадратного метра земли, покрытой растительностью, одинаково. Различно лишь количество получаемого или отдаваемого тепла. На обнаженной почве все обмены (теплом и влагой) происходят непосредственно на поверхности раздела почва — воздух, в то время как при наличии растительного покрова аналогичные виды обмена совершаются в очень толстом слое. В соответствии с этим иначе распределяются и температуры внутри этого слоя, и зависит это опять-таки от характера его составных частей. Когда речь идет о такой культуре, как, например, клевер, оказывается, что в зоне цветков здесь поглощается максимум радиации; днем это самая теплая зона, ночью она дает больше всего излучений. Гейгер полагает, что посадка плотными рядами благотворно сказывается на росте моло-

дых побегов. В июле побеги клевера еще не сильно развиты и лучи доходят до почвы, которая в свою очередь излучает тепло по направлению к растениям. В этот период растения оказываются за пределами своего теплового оптимума. Но уже в августе они, по образному выражению Гейгера, «берутся за руки», иными словами, побеги их переплетаются, и тогда микроклимат резко меняется, устанавливается тепловой режим, близкий для клевера к оптимальному, и в развитии растений происходит резкий скачок. Само собой разумеется, что все сказанное приложимо и к насекомым, обитающим *на клевере.*

По возрастающей способности к интерцепции света злаки можно расположить в следующем порядке: пшеница, рис, ячмень и овес. Из бобовых фасоль задерживает больше света, чем люпин или горох (Конольд и Гогендорф, 1944).

Влияние *цвета почвы* на микроклимат, а значит, и на развитие растений было выявлено благодаря очень интересным наблюдениям. В Италии, например, землю виноградников присыпают углем, чтобы ускорить таяние снега. Можно побелить стену, на которую опираются томаты или виноградные лозы, и таким образом повысить их урожайность. В Румынии считают, что, покрыв почву белой бумагой, можно удвоить урожай некоторых сортов томатов.

НАСЕКОМЫЕ, ОБИТАЮЩИЕ НА ФАСОЛИ, И МИКРОКЛИМАТ

Лабейри и Мэзон (1954) воспользовались понятием микроклимата для очень интересного объяснения различий между расселением фасолевой зерновки (*Acanthoscelides obtectus*) на фасоли и на кукурузе (в Ландах фасоль и кукурузу выращивают совместно, на одном поле). Кукуруза быстро обгоняет фасоль. Температурные и гигрометрические показатели центра поля и его периферии почти одинаковы. А между тем зараженность зерновкой всегда намного сильнее по краям поля; она возрастает по мере удаления от поверхности почвы и достигает предела на самом высоком уровне. Однако там, где фасоль произрастает на опорах (без кукурузы), зараженность зерновкой идет на убыль по мере приближения к верхним частям растения. Авторы удалили кукурузу с площади 25 квадратных метров в центре большого поля, а фасоль остави-

ли. На этой прогалине зараженность оказалась вчетверо большей, чем под прикрытием кукурузы (речь идет об обыкновенной низкорослой фасоли). Следовательно, нельзя утверждать, что кукуруза механически преграждает путь зерновкам. Зато она представляет серьезное препятствие для излучения. Сквозь кукурузное прикрытие проходит всего 20% падающих лучей. На этиолированной кукурузе[1], интерцептивная способность которой в значительной мере ослаблена, ближе к почве соответственно возрастает процент зараженности зерновкой. И Лабейри и Мэзон делают вывод, что колебания в численности вредителя обусловлены в основном радиацией.

Немецкий метеоролог Фибцер методически сопоставлял растение с вертикально растущими листьями — кукурузу — и растение с листьями, расположенными горизонтально, — подсолнечник, — варьируя площади и густоту стояния растений (площади составляли 90, 64 и 45 квадратных сантиметров; густота стояния, выраженная в расстояниях между растениями, равнялась 8,6; 6 и 4,2 сантиметра). Обнаруженные за четыре ясных сентябрьских дня различия в температуре у поверхности почвы и на метровой высоте приведены в таблице 6.

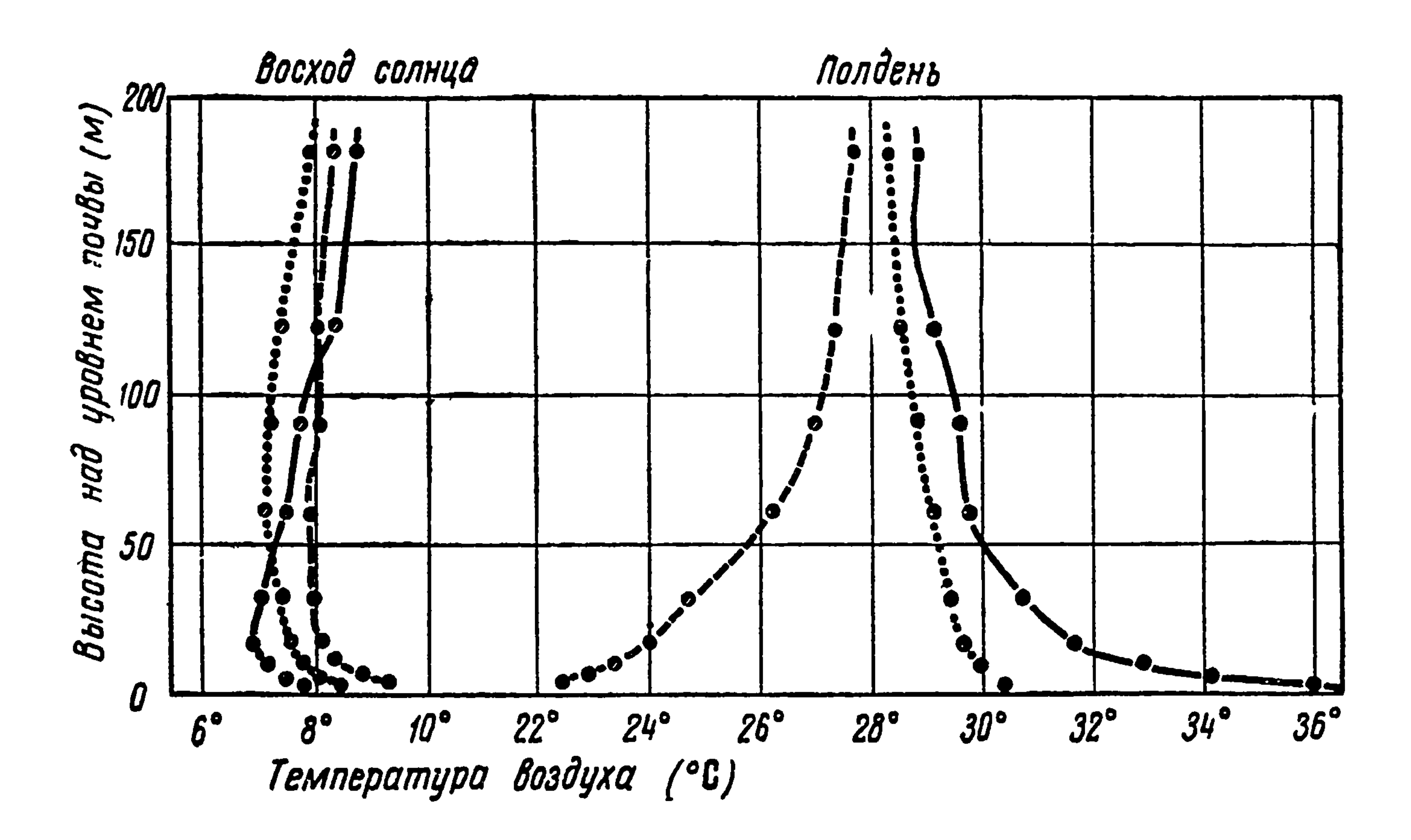
Таблица 6

Изменения температуры у поверхности почвы и на высоте одного метра на полях с различными культурами (по Фибцеру), °C

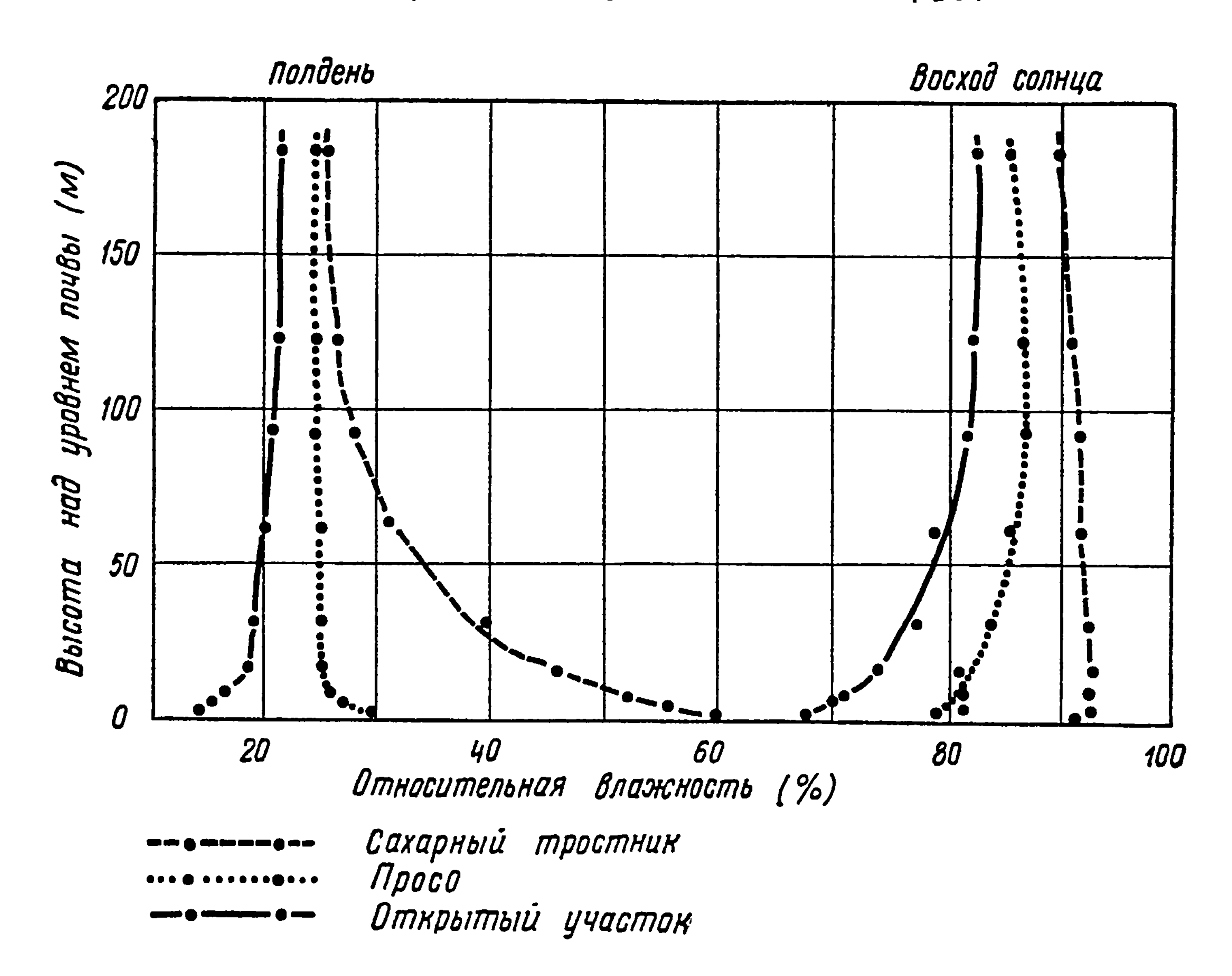
Густота стояния растений / Площадь	Подсолнечник			Кукуруза		
	высокая	средняя	низкая	высокая	средняя	низкая
Большая	—3	—1,8	+0,5	—2,5	—0,4	+3,7
Средняя	—1,7	0,7	+0,9	—	—	—
Малая	—0,6	+0,2	+3,6	—1,2	+1	+3,2

Чем теснее располагаются растения и чем больше занимаемая ими зона, тем холоднее приземный слой воздуха и тем отчётливее выражен специфический микроклимат. Самые высокие температуры наблюдались при малой гус-

[1] Этиолированное растение отличается отсутствием хлорофилла, белым или желтым цветом, слабым развитием клеточной оболочки, сосудов и механической ткани. — *Прим. ред.*



Кривые, отражающие распределение температуры (верхний график) и относительной влажности (нижний график) по вертикали при восходе солнца и к полудню на плантациях сахарного тростника (высота 2,5 *м*), проса (высота 1,5 *м*) и над необработанной почвой (по Рамдасу, Каламке и Гадру).



тоте стояния растений во всех случаях, при средней — лишь там, где площадь посева была невелика.

Ночью соотношения несколько иные, и ярко выраженной связи температуры с густотой стояния растений и площадью посевов не обнаружено. Приземный слой воздуха ночью теплее, чем на высоте одного метра от земли. Для клевера термический максимум зарегистрирован у верхушек растений; ночью в зоне цветков воздух быстро охлаждается, становится плотнее и начинает стекать к основанию стеблей, там-то и регистрируется ночной минимум. Иная картина на ржаном поле: листья образуют у почвы плотный растительный заслон, делающий почти невозможным движение воздуха; поэтому холодный воздух с верхушек растений не стекает или почти не стекает к их основаниям. Таким образом, минимальная температура ночью устанавливается здесь на уровне середины стебля, а максимальная днем — у почвы, где скапливается тепло. Внимательнее приглядевшись к микромиграциям насекомых в различных слоях растительности, можно убедиться, что они происходят в течение дня и, более чем вероятно, что они следуют суточным колебаниям температур. Здесь невозможно подробно рассказать обо всех исследованиях микроклимата на возделываемых полях. Эти работы охватили практически все растительные культуры. Флейшман нашел даже, что каждый вид злаков живет в своем особом микроклимате.

В низких широтах явления, наблюдаемые на возделываемых полях, по-видимому, не отличаются сколько-нибудь существенно от того, что происходит летом в средней полосе, они лишь «гипертрофированы». Все обстоит поиному с орошаемыми культурами, например с сахарным тростником в Индии, где его исследовали Рамдас с сотрудниками. К середине дня температура здесь на открытом воздухе может доходить до 36°, тогда как у основания стеблей сахарного тростника она не поднимается выше 22°. Ночью на всех уровнях растения температура не отличается от внешней.

В арктических зонах, например в Гренландии, положение обратное — растения используют за день значительные количества тепла. По сообщениям Вегенера, на северо-востоке Гренландии температура внутри травостоя может быть на 8—9°, а в одном случае была даже на 16° выше температуры воздуха.

МИКРОКЛИМАТ ВИНОГРАДНИКОВ

Он довольно сложен, так как речь идет о кустарниковой культуре особого типа. Здесь солнечная радиация попадает не только на листву, но и свободно доходит до почвы между растениями, поэтому температура почвы выше температуры лоз. Ночью самая холодная зона лежит у верхнего края лоз, то есть там, где начинается ветвление. Это способствует оседанию росы на листьях.

ВЛАЖНОСТЬ И ВЕТЕР

Расшифровывая гигрометрические и термометрические данные, характеризующие микроклимат середины поля, обнаруживаешь, что они в корне отличаются от тех, что характеризуют обстановку в лесу. В лесу гораздо теплее, чем среди полевых культур, выше здесь и показания гигрометра. Это и не удивительно: во-первых, масса растительности удерживает тепло земли, а во-вторых, сами листья и ветви являются источниками сильного теплового излучения. То же и с влажностью: растительный покров ограничивает потерю воды почвой, а сильнейшая транспирация [1] растений увеличивает содержание воды в воздухе. Так, Штокер зарегистрировал днем 18 июля на лугу под Фрибургом влажность 57% на высоте одного метра над поверхностью почвы, 78% на высоте 13 сантиметров между листьями клевера и 96% на высоте двух сантиметров от земли в траве. Но кривая этого резкого изменения гигро-

Таблица 7

Удержание влаги культурами при разной густоте растений

Густота стояния	Большая	Средняя	Малая	Обнаженная почва
Отношение площади поверхности листьев к объему воздуха, *см²/см³*	1,81	0,82	0,38	0
Относительная влажность, %	73	64	51	41

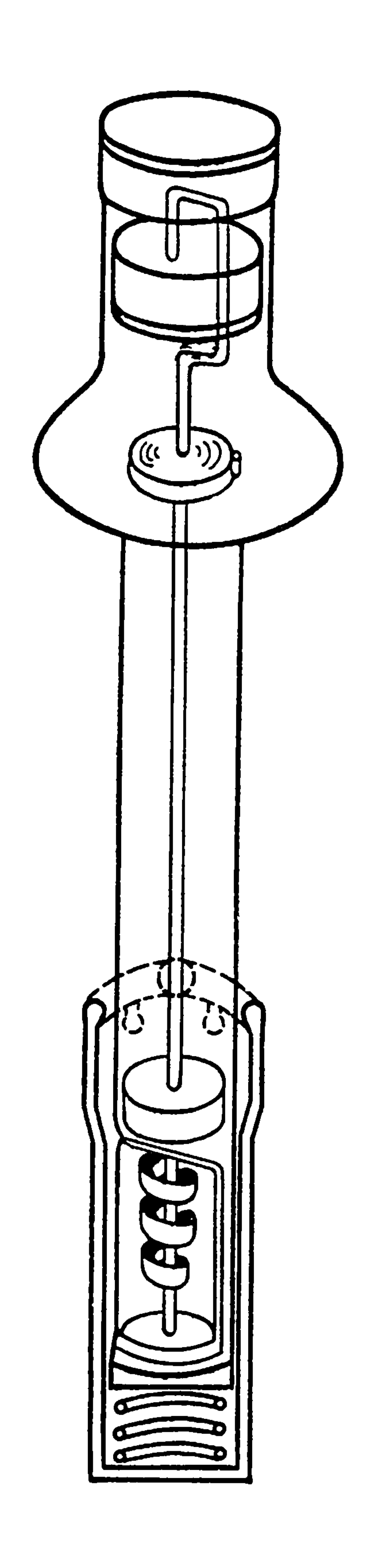
[1] Испарение влаги растениями. — *Прим. ред.*

метрического показателя не сходна с кривой изменения показателей температуры. Дело в том, что тепловые слои в течение суток меняются местами. Почва днем отдает тепло воздуху, а ночью получает его из воздуха. И тем не менее сами показатели изменений примерно одинаковы и ночью и днем.

Почва, покрытая растительностью, испаряет влагу в два раза, а иногда, правда на короткое время, и в 8 раз интенсивнее, чем голая земля. Вся эта масса водяных паров задерживается тем сильнее, чем гуще растительность. Фитцер наглядно показал это на пшеничном поле, где густота стояния растений на разных участках была различной (табл. 7).

Гигрометрические записи, произведенные на поверхности растений, чрезвычайно неровны, так как влажный воздух поднимается «порывами» с внутренней части поля и смешивается с наружным воздухом. Однако влажность никогда не достигает предела насыщения. Правда, Венгер однажды после дождя отметил между растениями влажность 98%, но, по-видимому, это был наивысший из когда-либо наблюдавшихся пределов. Ведь как только начинается транспирация, испаряющая поверхность охлаждается, и тем самым автоматически снижается интенсивность процесса.

В очень сухих и очень жар-



Микрогигрометр Гойо для измерения влажности в микросредах.

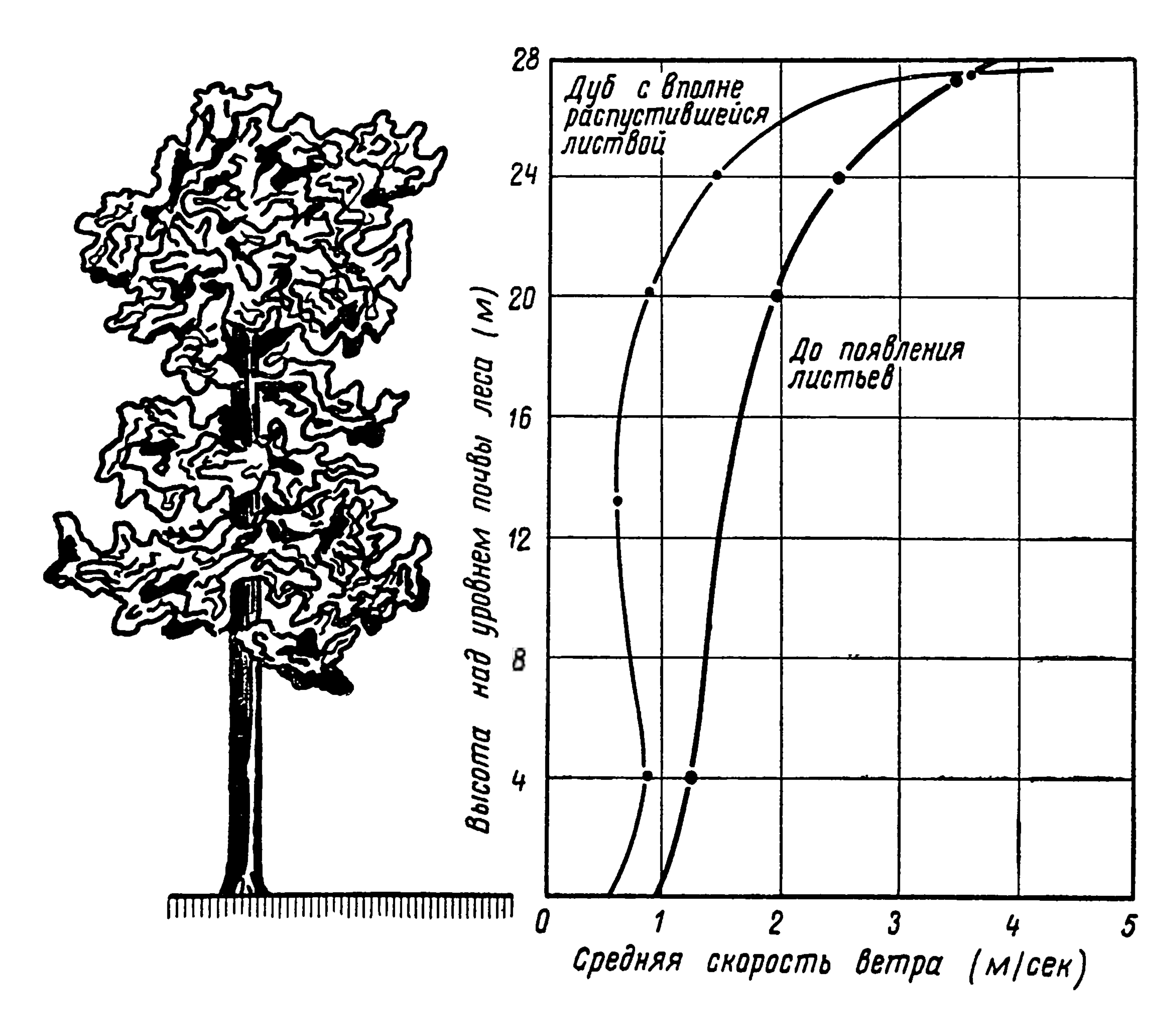
Подвижные части обозначены тонким контуром, неподвижные — толстым (по Шовену, 1957). Подвижная часть представляет собой спираль из металлизированной с одной стороны бумаги, которая расширяется в зависимости от степени влажности. Ее движения регулируются стальной спиральной пружиной (вверху, в утолщенной части). На рисунке видна трубка, защищающая бумажную спираль. Во время измерений трубка снимается.

ких зонах основное значение для микроклимата имеет тепловой фактор. Распределение влаги меняется: на подступах к пустыне среди листьев растений влажность не выше, а иногда даже ниже, чем снаружи. Штокер объясняет это тем, что солнце слишком перегревает растения, а очень сухой ветер пустыни уносит последние следы влаги. К сожалению, число измерений, сделанных в сухом и жарком климате, невелико. На неорошаемом просяном поле влажность несколько выше у почвы; много выше она на плантации сахарного тростника, что вполне естественно, ведь плантация орошается. Ночью эти различия между показателями влажности, как правило, сглаживаются.

Полив оказывает удивительно устойчивое влияние на влажность поля (Траппенберг, 1932). Если летним утром провести на табачной плантации дождевание, соответствующее 2—3 миллиметрам осадков, то этого будет достаточно, чтобы влажность оставалась весь день заметно повышенной; причем длительный, но незначительный по интенсивности (2 миллиметра в час) полив эффективнее, чем краткий и интенсивный (30 миллиметров в час). При обильном поливе табачной плантации все крайние показатели, в том числе и термические, снижаются. Конечно, все это неизбежно должно сказываться на насекомых, и Лепуэнт (1964), проводя искусственное дождевание хвойных пород — можжевельника, кипариса, тиса, — доказал это. В засушливый период после полива с особой отчетливостью наблюдается стремительный рост численности фауны, то же бывает и после дождя. Любопытно, что этот подъем кривой роста численности фауны происходит на можжевельнике лишь по прошествии 24 часов. Лепуэнт предполагает, что полив обращает в бегство насекомых, плохо переносящих повышенную влажность, а затем интенсивное испарение привлекает влаголюбивых насекомых с соседних участков.

Стебли растений весьма энергично тормозят ветер, и в большинстве случаев именно этим объясняется сохранение высоких температурных и гигрометрических показателей на возделываемых полях или на участках с низкорослой растительностью. Штокер, регистрировавший коэффициенты торможения ветра (табл. 8) внутри кустов мелкого вереска (*Calluna*), пришел к выводу, что невысокие растения, если их много и они растут одно подле другого, ни-

когда не испытывают действия ветра, скорость которого превышает 1 метр в секунду, чаще же всего скорость ветра бывает не более 0,1 метра в секунду. Впрочем, как и



В смешанном лесу (дуб и молодой бук) скорость ветра быстро увеличивается по направлению к вершинам деревьев. Эффект усиливается, когда листья на деревьях полностью распускаются (по Гейгеру и Аманну).

Таблица 8

Эффект торможения ветра в зарослях «мелкого вереска»

Высота над уровнем почвы, *см*	Скорость ветра, *м/сек*
180 (над вереском)	9,3
50 (вровень с вереском)	3,7
30 (между кустиками)	1,4
10	1,0

следовало ожидать, эффект торможения различен в зависимости от вида растения. Это показали данные Крентце, сведенные в таблицу 9.

Таблица 9

Эффект торможения ветра в зависимости от вида растений

Скорость ветра, *м/сек*	Эффект торможения, %		
	Пшеница	Фасоль	Картофель
Ниже 1	24	20	30
От 1 до 2	15	23	24
От 2 до 3	11	15	23
Выше 3	9	11	—

Но на биоклимат влияют и факторы, которые почти никогда не учитываются биологами, это *факторы электрические*. Из поколения в поколение энтомологи пользовались для измерений на местности термометром, иногда психрометром, измерения суммарной солнечной радиации делались лишь в исключительных случаях, и никому в голову не приходило определять ионизацию или падение электрического потенциала атмосферы. А между тем речь идет о явлениях, не более и не менее загадочных, чем изменения температуры, и есть все основания полагать, что они воздействуют на насекомых. Эдвардс отмечает, например, что ионизация воздуха влияет на полет синей мухи. С повышением количества ионов активность синей мухи сначала усиливается, а затем снова возвращается к норме даже тогда, когда насекомые продолжают подвергаться действию ионов (но только ионов положительных, с отрицательными такого эффекта получить нельзя). У тли *Myzus persicae* (Гэн, 1960) увеличение числа отрицательных ионов или значительное уменьшение положительных влияет на линьку. Кстати, не нужно забывать, что на ионизацию в той или иной степени влияет ветер. Фен (теплый и сухой ветер, характерный для некоторых мест в Альпах), например, вызывает у насекомых ряд физиологических расстройств. И как раз фен богат положительными ионами. Следует отметить, что чувствительность насекомых к

электрическим факторам повышается из-за того, что они сами заряжаются во время полета. Эдвардс использовал это явление для создания оригинального метода измерения активности полета: насекомые, находящиеся в металлической клетке, соединенной с землей, накапливают при полете положительный заряд, способный воздействовать на антенну установленного в центре клетки электрометра; число и амплитуда отклонений стрелки прибора позволяют измерить активность полета.

До сих пор совершенно не принимался во внимание *градиент потенциала.* А между тем все знают, как быстро падает атмосферный потенциал на высоте нескольких метров над поверхностью земли. Возможно ли, чтобы этот фактор, влияющий на растения (как установил физик Влес), никак не сказывался на насекомых? Ответ на этот вопрос был дан Эдвардсом. Он показал, что активность полета плодовых мушек временно снижается, если внезапно подвергнуть их действию градиента потенциала в 10—60 вольт на сантиметр. Период сниженной активности можно продлить, если каждые пять минут менять полярность поля; при тех же обстоятельствах снижение активности синей мухи более кратковременно и требует гораздо большего градиента.

Влияние градиента потенциала на численность насекомых показал Лепуэнт (1964), поставив в природных условиях своеобразный опыт. Он покрывал куст можжевельника цилиндром Фарадея и, то присоединяя его к земле, то отключая, подсчитывал количество насекомых, которые находили убежище в листве. Когда цилиндр присоединяли к земле, градиент потенциала под ним становился равным нулю и *фауна на можжевельнике увеличивалась более чем втрое.* Увеличение происходило быстро и сразу вслед за присоединением. Панцирные клещи особенно чувствительны к градиенту потенциала, а пауки почти безразличны.

Состав воздуха в толще растительного покрова необязательно тот же, что и на открытом месте. Тонциг уже в 1951 году сравнивал воздух на высоте 40 метров над обнаженной почвой с воздухом на полях — пшеничном и клеверном. В атмосфере возделываемых полей содержание углекислого газа доходит до минимума к середине дня, а до максимума — между 12 часами ночи и 6 часами утра. При 28° фотосинтез протекает очень активно, процент уг-

лекислого газа сильно понижается, но при еще более высоких температурах дыхание становится активнее, а усвоение углекислого газа замедляется, и содержание его может резко повыситься. На свекловичном поле, которое исследовал Рейно (1954), содержание углекислого газа сохранялось примерно на уровне 0,03% с рядом быстрых повышений после полуночи; чем вызваны эти скачки, пока не выяснено.

МИКРОКЛИМАТ В ЛАБОРАТОРНЫХ ОПЫТАХ

Даже в условиях, которыми, как полагают, можно управлять извне, в лаборатории, например, достаточно одного лишь присутствия животных, чтобы образовался специфический микроклимат. Так, в банках с мукой, где обитают мучные хрущаки — малый (*Tribolium confusum*) и каштановый (*Tribolium castaneum*), — температура выше, чем в таких же банках с такой же точно мукой, но без насекомых. Триста личинок повышают температуру в банке на 0,6° по сравнению с контрольной банкой без личинок. Когда в чистую муку вводят популяцию малого хрущака, температура сначала резко повышается и за 24 часа доходит до максимума, затем немного снижается и держится на этом более высоком, чем в контрольной банке, уровне в течение нескольких дней. Но нельзя забывать и о том, что микроклимат создается в зависимости от размещения насекомых и весьма различен для разных видов, сред и температур. Кроме того, на него влияет и суточная миграция насекомых в банке, направленная сверху вниз (Пайментел, 1958).

РОЛЬ СУМЕРЕК И УТРЕННЕЙ ЗАРИ

Прямого отношения к нашей теме это не имеет, так как роль постепенного наступления дня и его постепенного вытеснения тьмой никогда не была для биологов объектом пристального изучения. При лабораторном разведении животных (насекомых или млекопитающих) обычно используются специальные устройства — хронизаторы, которые включают и выключают свет *сразу, без перехода.* Не сказывается ли это на биологии или развитии подопыт-

ных животных? После исследований, проведенных Кавану на мышах, я не рискнул бы ответить на этот вопрос отрицательно. Оказалось, что, регулируя с помощью хронизаторов периоды света и тьмы, трудно вызвать у мышей изменение суточного ритма. Но если проводить такие перемены постепенно, изменение ритма достигается значительно легче. А как же с насекомыми? Ведь у них зависимость от внешних условий выражена более четко, чем у млекопитающих, и, конечно же, сумерки и зори значат для них гораздо больше. Но эта область у нас совсем не исследована.

Аэростат для подъема всасывающих ловушек в верхние слои атмосферы.

II

КАК УЧИТЫВАТЬ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ

Итак, мы окружены несметным множеством насекомых. Они живут в своих особых мирах, лишь отдельными гранями соприкасающихся с нашим, в мирах, где все оказывается совсем иным и таким далеким от того, к чему привыкли мы.

Настал день, когда энтомолог не смог уже довольствоваться охотой на насекомых для обогащения своих коллекций. *Он захотел сосчитать их.* Это новое стремление возникло одновременно с развитием сельского хозяйства. Забота о непрерывном повышении урожайности сельскохозяйственных культур привела к неизбежному применению не только удобрений, но и инсектицидов. Поначалу дело казалось необычайно простым, а вопрос — решенным (и это тогда, когда его не умели даже правильно поставить!). По воле человека простое опрыскивание могло якобы избавить поля от всех паразитов. Но вскоре стали замечать, что один раз обработать поле мало — нужны две обработки, три, а то и больше. Дошло до того, что садоводы стали создавать вокруг развивающихся плодов практически постоянные облака инсектицидов. Начали доискиваться, почему же так безудержно размножение насекомых, почему его нельзя остановить самыми простыми средствами. Тогда-то энтомологи и осознали всю сложность проблемы. Открылся целый ряд новых явлений, а также ряд новых пробелов в наших познаниях:

1. Не знали, а отчасти и до сих пор не знают, точных законов распределения насекомых. Скажем, поле: почему по его краям больше вредителей, чем в середине?

2. Не было известно и как развивается популяция с момента, когда первые особи выходят из состояния зимней спячки и перебираются на растения.

3. Решить эти вопросы мешало незнание самого основного: сколько насекомых? *Их не умели считать,* иными

словами, не умели ловить их надлежащим образом — так, чтобы можно было с уверенностью сказать, что в процентном отношении уловы соответствуют популяции в целом. Из-за отсутствия точных цифровых данных было невозможно, во всяком случае трудно, оценить результаты обработки инсектицидами. Особенно это бросается в глаза при ознакомлении с противоречивыми выводами отдельных авторов, которые полемизируют друг с другом, основываясь на одинаково несовершенных методиках.

Я уж не говорю о том, что у насекомого может развиться устойчивость к инсектицидам, о чем пойдет разговор в последней главе. Пока же мы ограничимся лишь проблемами состава и движения численности животных.

ТРУДНОСТИ, ВСТРЕЧАЕМЫЕ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ

Представим себе мешок, наполненный белыми и черными шарами. Перед нами стоит задача — узнать, каково отношение белых шаров к черным, не пересчитывая их по одному. Если предположить, что шары хорошо перемешаны, то достаточно будет взять одну за другой несколько проб и подсчитать в каждой количество шаров и отношение числа белых к числу черных. Одной пробы мало, так как она может быть взята из той части мешка, где, скажем, черных шаров больше, хотя расположение всех шаров в целом носит случайный характер. Простой статистический подсчет поможет нам установить необходимое число проб и число шаров, которое должно содержаться в каждой из них. Когда между пробами нет значительной, или, как говорят, статистически достоверной, разницы, можно допустить, что они правильно представляют реальное соотношение шаров в мешке.

Начнем с предположения, что мешок предварительно не встряхивали, то есть что распределение шаров в нем не случайно и черные имеют тенденцию объединяться в группы, отделяясь от белых; что в зависимости от времени суток белые поднимаются кверху или опускаются на дно и, главное, что шары ускользают от руки экспериментатора. При указанных условиях вы получите лишь слабое представление о трудностях, ожидающих эколога, взявшегося подсчитать насекомых в естественных условиях. Зато вы сразу поймете, почему так сложно получить пробу,

достаточно показательную для средней численности, о которой вам к тому же ничего пока не известно.

Эта задача настолько сложна, что мы до сих пор еще далеки от ее решения. А между тем пока мы в ней толком не разберемся, мы ничего не сможем сказать о законах, управляющих изменением численности насекомых.

Остается рассмотреть те более или менее эмпирические приемы, которые уже найдены, и попытаться хотя бы приблизительно покритиковать их.

Первое положение, диктуемое логикой: *не обращай в бегство намеченную жертву*. Но как узнать, удалось ли это? Четкого критерия нет. Придется прибегнуть к ряду последовательных приближений; это станет понятней, если мы достаточно глубоко проанализируем самый старый инструмент, используемый при изучении фауны короткостебельных растений, — сачок для кошения.

Сие почтенное орудие с незапамятных времен применяется энтомологами-систематиками, так как дает «чудоуловы». Оно изрядно смахивает на обыкновенный сачок для ловли бабочек, но значительно крепче, да ручка у него покороче, а тонкая марля заменена прочным холстом. Сачком с размаху ударяют по растениям, а затем через несколько минут выбирают из него всю добычу. Что за диво! Здесь оказываются представители всех отрядов насекомых и вдобавок множество пауков. Как это понимать? Дает ли захваченный в сачок улов верное представление о фауне обследуемых растений?

Конечно, нет. Прежде всего, большое количество насекомых разлетается еще задолго до того, как на них обрушится сачок, — едва почуяв приближение энтомолога. Например, многие кузнечики отличаются тончайшей чувствительностью к вибрациям и вдобавок превосходным зрением. Стоит лишь чуть-чуть поколебаться почве под ногами, и они уже насторожились. А увидеть за несколько метров движущуюся массу величиною с человека они вполне способны. Очень интересен тип реакции других насекомых, например рапсовых долгоносиков: они падают наземь при самом ничтожном сотрясении. Наконец, сачок захватывает лишь верхушки растений; если верно, что там обитает большинство насекомых, то все же есть и другие, что живут у основания стеблей. Кроме того, существуют еще и «микромиграции»: некоторые виды в зависимости от времени суток или от метеорологических условий могут

спуститься с верхушки растения к середине или к основанию стебля.

Некоторые энтомологи отказываются от кошения сачком, предпочитая пользоваться цилиндром больших размеров, которым они накрывают растительность так, чтобы все живое под ним было удушено. Откровенно говоря, этот метод трудно применим. Очень нелегко, практически просто невозможно собрать всех мелких и мельчайших насекомых, упавших на землю между стеблями злаков или других низкорослых растений. И все же метод цилиндра, быть может, заслуживает не столь суровой критики, как метод кошения сачком, и уж во всяком случае интересно сопоставить эти два приема, основанные на столь различных принципах.

Процитирую слова из работы ван Ромнея о фауне *Lepidium alyssoides:* «Между пробами, взятыми с помощью цилиндра или с помощью сачка, *нет никакого сколько-нибудь ясно выраженного соответствия»*. К такому же выводу приходят и авторы более поздних работ.

Следует ли из этого, что сачок неприменим? Не совсем. Для изучения синэкологии он, безусловно, неприменим, но для аутэкологии может быть в какой-то мере и полезен.

СИНЭКОЛОГИЯ И АУТЭКОЛОГИЯ

Теперь нужно определить два понятия, которыми исчерпывается сущность этой книги. Синэкология изучает *всю в целом* фауну какого-либо одного растения или какой-либо одной определенной среды и возможное взаимодействие составляющих ее различных элементов. Аутэкология изучает *один-единственный* вид, но со всей свитой сопутствующих ему хищников и паразитов. Многие исследователи предпочитают заниматься аутэкологией, так как она намного легче, поскольку, ограничиваясь изучением одного вида насекомых, гораздо быстрее достигаешь осязаемых результатов. Можно установить, например, часы активности насекомых, влияние, которое оказывают на насекомых различные метеорологические факторы, позиции, занимаемые насекомыми на растении-хозяине, и т. д. В этом случае применим и сачок, который дает немало шансов на установление статистических связей.

Синэкология, конечно, гораздо сложнее; в ней нет и не может быть универсального способа сбора насекомых, в

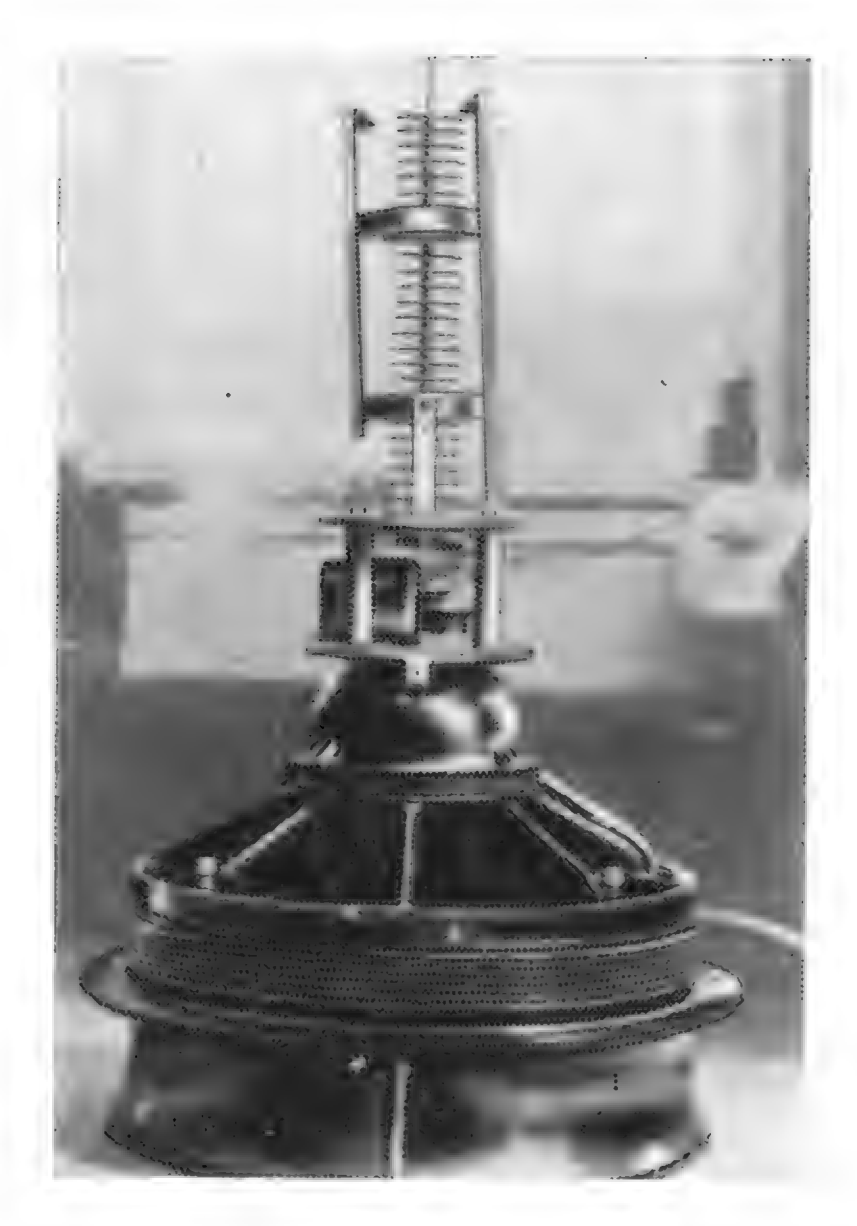
чем мы очень скоро убедимся. Многие упрекают синэкологов в том, что они берутся за разрешение такой трудной проблемы и изучают вперемешку всех насекомых подряд — и «важных» и «неважных». Конечно, в свое оправдание легко было бы сослаться на то, как обманчивы иногда результаты, добытые с помощью только одной аутэкологии. Ведь то насекомое, которое изолируют аутэкологи, в действительности не изолировано, даже если не забыты его паразиты и хищники. Дело в том, что может меняться сама среда, в которой обитает насекомое; на нее воздействуют многие факторы, в частности присутствие других насекомых. Углубленно изучая тлей и их врагов, никак нельзя оставить в стороне муравьев — ведь они не только разводят тлей, но, как было недавно доказано, активно защищают их от врагов и тем самым полностью изменяют равновесие между хищниками и жертвами. Правда, это, пожалуй, слишком уж частный случай. Кормовые ресурсы одного вида насекомых могут оказаться под угрозой из-за слишком больших скоплений другого вида, не совершающего на первый прямых нападений, но поедающего, и притом гораздо быстрее, те же растения и даже оставляющего на них ядовитые или отпугивающие выделения. Так бывает у мучных хрущаков, а в одной из последующих глав мы увидим, какую прекрасную страницу можно вписать в экспериментальную синэкологию по поводу «банки с *Tribolium*». Примерам, наглядно показывающим взаимодействие различных видов, числа нет. Но они так мало изучены, что заранее не определишь, что важно, а что нет. Ясно одно — рассматривать один вид в отрыве от других, как это принято в аутэкологии, можно лишь временно. Нужно переходить к синэкологии, и чем раньше, тем лучше.

Другие приемы лова

После затянувшегося, но необходимого отступления вернемся к рассмотрению приемов лова. Как же решить эту проблему, раз кошение сачком не дает удовлетворительных результатов?

Прежде всего нужно отказаться от поисков какого-то единого способа, пригодного для лова всех насекомых и в любой среде. Для начала условимся различать среди насекомых тех, что летают, тех, что сидят на растениях, тех, что передвигаются по земле, и тех, что живут в земле.

Ловить насекомых на лету чрезвычайно сложно, поэтому нам придется немного задержаться на этом вопросе. Для такого лова пользуются ловушками различного устройства, но все они должны обладать рядом определенных качеств, и главное — абсолютной нейтральностью,



Устройство всасывающей ловушки.

В основании ловушки находится турбина, а выше — остроумное приспособление, позволяющее разделять сборы каждого часа. Из стопки дисков, которые видны на снимке, часовой механизм через определенный промежуток времени высвобождает по одному диску. Таким образом, под каждым диском оказываются выловленные за соответствующее время насекомые.

то есть отсутствием какого-либо воздействия, притягивающего или отпугивающего, на находящихся поблизости насекомых. И то и другое исказило бы картину местной фауны — она выглядела бы соответственно богаче или беднее, чем в действительности.

Одним из первых приборов, ставших объектом серьезного изучения, была всасывающая ловушка. Ее одновременно начали применять английские ученые и автор этой

книги. Англичане пользовались огромным, выше человеческого роста прибором с обращенным к небу широким раструбом. Мощная турбина всасывала все, что оказывалось близ раструба. Впоследствии Тэйлор внес в прибор весьма хитроумные усовершенствования: например, вся добыча собирается в вертикальной части трубы, а часовой механизм каждый час вводит в трубу металлический диск, который изолирует всех насекомых, захваченных в предшествующий отрезок времени. Я видел на экспериментальной станции в Ротамстеде (Англия), как действуют такие ловушки. Число живых существ, всосанных аппаратом, поистине невообразимо.

Что же можно поставить в упрек этому методу? Очень немногое. Похоже, мы имеем дело с наиболее надежным методом статистического анализа состава и изменений численности. Пожалуй, можно было бы выдвинуть всего несколько мелких возражений. Во-первых, насекомые не лишены слуха, поэтому шум турбины либо привлекает, либо отталкивает их. Чтобы избежать этого, Саусвуд присоединил к турбине длинную и широкую трубу из пластмассы, заканчивающуюся раструбом. Но между уловами, получаемыми в измененном приборе и в обычной всасывающей ловушке, не наблюдалось никакой разницы. Затем Рот обратил внимание на то, что насекомым, как и многим другим животным, присуще свойство, известное под названием реотропизма: они по-разному реагируют на направленность воздушных или водных течений. Одни придерживаются того же направления, другие плывут или летят против течения. Весьма возможно, что некоторые насекомые, попав в поток воздуха, всасываемый ловушкой, начинают «барахтаться» и спасаются. Как определить возможные отклонения в результатах? Рот внес остроумное предложение: останавливать и снова пускать в ход турбину каждые 5—10 минут. «Напуганные» насекомые успевали бы до нового включения вернуться на исходные позиции, и ловушка, приведенная в действие, дала бы верную картину их распределения. Но эксперимент не был проведен.

Во-вторых всасыватель слишком велик, его невозможно использовать для различных уровней растений. Я с несколькими учениками попытался заменить этот громоздкий прибор рядом более мелких всасывающих установок, которые легко размещались на разных уровнях в поле,

засеянном, например, люцерной. Но тогда интенсивность всасывания оказывалась слишком слабой, что отражалось на объеме и составе уловов.

И наконец, еще один недостаток практического характера, пожалуй, самый труднопреодолимый. Для громозд-

Огромные всасывающие ловушки.

ких аппаратов необходимо иметь поблизости источник тока или генераторную установку. Исходя из того, что работа эколога проходит в полевых условиях, там, где источники тока — большая редкость, мы остановились на втором варианте.

Мне не забыть удивления мирных землепашцев Сены и Уазы, созерцавших наше прибытие с внушительным оборудованием, предназначенным всего-навсего для того, чтобы заполучить на дно всасывающей трубы каких-то жалких козявок!

Клейкие ловушки

Итак, всасывающая ловушка оказалась громоздким и неудобным для экологических исследований аппаратом. И я вспомнил об одном опыте, проделанном мною еще в молодости: мне нужно было изолировать металлические провода для электрической цепи, и я ничего лучшего не придумал, как покрасить их. С электротехнической точки зрения краска проявила себя крайне посредственным изоляционным материалом, зато с точки зрения энтомологии результаты были куда интереснее. Я разложил провода для просушки в бабушкином саду, и каково же было мое удивление, когда я увидел, что они почти сплошь покрыты бесчисленными мошками и насекомыми самых разных видов! Между тем все объясняется очень просто, и пауки только так и действуют, когда ловят мух. А не сплести ли и мне искусственную паутину? Я попытался изготовить ее немного позже, когда вместе с несколькими учениками бился над созданием основ экспериментальной экологии. Мы густо смазали клеем квадратный метр решетки и отправились через люцерновое поле — дождь, помнится, лил вовсю — подвешивать свою ловушку на мачту высотой несколько метров. Натянутая на деревянную рамку решетка всю ночь раскачивалась под сильным западным ветром. А когда мы ее спустили на следующее утро, она была покрыта сплошным панцирем из прилипших к ней насекомых. Я вообразил тогда, что партия выиграна, и уже предвидел безоблачное будущее. Казалось, остается только прийти в неизвестный биотоп, развесить в нем наши клейкие рамки и вернуться, скажем, через неделю, чтобы обнаружить расклеенный в рамке безукоризненно представительный набор образцов фауны, передвигающейся в исследуемом секторе. Это представлялось тем более реальным, что клей почти не теряет своих свойств ни под солнцем, ни под дождем.

Увы! Не так-то все было просто. Прошло много лет, прежде чем я со своим старым другом и сотрудником Морисом Ротом начал углубленное изучение клейких ловушек. Мы раскладывали по люцерновому полю маленькие металлические рамки с натянутыми на них и смазанными клеем нейлоновыми нитями. Мы выбрали нити, так как в моем мозгу засела мысль о паутине, но сделали это еще и потому, что нить — единственный предмет, не вызываю-

щий отклонения воздушного потока. Ведь некоторые мелкие насекомые с низкой летательной способностью более или менее пассивно следуют направлению слабых и вихревых воздушных потоков, непрерывно возникающих над полем.

Если в эксперимент ввести какой-либо объемистый предмет, струйки воздуха, повинуясь сложным законам аэродинамики, будут обтекать его и унесут на то или иное расстояние от него тех насекомых, которых может увлечь воздушное течение. В этом одно из главных неудобств ловушек, названных пассивными из-за того, что они сами не притягивают насекомых. На первых порах результаты вполне оправдывали наши ожидания: мы находили на нитях множество прилипших насекомых, легко отклеивали их с помощью растворителя — трихлорэтилена, а затем сколько угодно времени рассматривали их.

Рот сразу обратил внимание на однородность пойманных насекомых: все это были особи мелких или даже мельчайших размеров. А между тем самым простым способом, ну хотя бы просто двумя-тремя взмахами сачка, можно было обнаружить на поверхности люцерны много других видов, в том числе и довольно крупных. Значит, они либо вовсе не попадались в наши ловушки, либо как-то из них вырывались. Тогда мы решили увеличить клейкую поверхность и применять металлическую сетку, смазанную клеем. Численность добычи немедленно чрезвычайно возросла. Но существенных отличий от улова, получаемого при помощи прозрачной пластмассовой пластинки, смазанной клеем, не было. Иными словами, разница по сравнению с уловами на небольшой клейкой площади была незначительной.

Но вопрос этот все равно еще далеко не решен: ведь на клейкую поверхность ловятся всегда только насекомые средних или малых размеров, среди них никогда не встречаются особи крупных видов, какие, например, можно поймать только сачком. Кроме того, пластинка должна быть прозрачной, в противном случае численность улова резко снижается. Небезразлична и форма ловушки — важно достигнуть наименьшего отклонения струек воздуха. Рот использовал, например, смазанный клеем конус и получил с его помощью лучшие результаты, чем при применении пластинок.

Ловушки Мёрике

Есть еще и другая методика сбора, которая дает поразительные по численности уловы насекомых. Открыл ее, как будто случайно, немецкий биолог Мёрике. Чуть повыше растений устанавливаются раскрашенные тарелочки с небольшим количеством воды. Насекомые массами слетаются на них и тонут. Но соблюдается одно условие: тарелочки должны быть окрашены в зеленый или желтый цвет. В белых или хотя бы обведенных белой каймой тарелочках улов заметно ниже. Причина такого негативного отношения к белому цвету неизвестна. Во всяком случае, и для клейких ловушек важен цвет. Насколько мне известно, их никогда не красили в белый цвет; кроме того, Рот показал, что клейкие ловушки, окрашенные в черный цвет, полностью утрачивают свою эффективность. По сообщениям английских авторов, тлей ловится значительно больше, когда ловушки окрашены в желтый цвет. Несомненно, это связано с особенностями цветового зрения пасекомых; оно уже прекрасно изучено. Большинство насекомых различают все основные цвета, за исключением красного, который многие перепончатокрылые путают с черным. Нередки случаи действительно врожденных склонностей, когда насекомые предпочитают желтый или зеленовато-желтый, иногда голубой цвета. Но «отпугивающее» действие белого цвета, насколько мне известно, еще не доказано физиологами. С другой стороны, белые цветки борщевика, собранные в крупные зонтики, отличнейшим образом привлекают множество насекомых. Ведь цвет, воспринимаемый нами, как белый, в той или иной степени отражает ультрафиолетовые лучи, а для глаз огромного большинства насекомых ультрафиолетовые лучи — это цвет. Можно ли сделать отсюда вывод, что белая окраска тарелочек Мёрике либо совсем не отражала ультрафиолетовых лучей, либо отражала их с каким-то отклонением от нормы? Не знаю, но совершенно очевидна необходимость изучать физиологию чувств, чтобы правильно истолковывать наблюдения, сделанные экологом в природных условиях.

Световые и пахучие ловушки

Энтомологи старших поколений, отнюдь не ради того, чтобы получить статистически полноценное представление о популяциях, а просто стремясь выявить как можно боль-

ше видов, испробовали почти все приемы лова, и в частности световые и пахучие ловушки. Чтобы убедиться в эффективности световых ловушек, достаточно оставить зажженную лампу у открытого окна. И, быть может, кто-нибудь из моих читателей еще помнит своеобразные графины без дна, но с круговым желобком, куда наливалась вода с небольшой примесью варенья: осы, бабочки, пчелы и многие другие насекомые не упускали возможности утонуть в этом сосуде.

Так почему бы не использовать эти средства для получения проб популяций? Да по очень простой причине: это уже не нейтральные, а активные ловушки, ловушки избирательного действия, привлекающие какие-то одни виды насекомых и не привлекающие другие. А значит, они применимы в крайнем случае, разве что для аутэкологии, но уж никак не для синэкологии. Световые ловушки, например, привлекают только фотопозитивных насекомых, то есть тех, что летят на свет. Но ведь фотопозитивны далеко не все виды, немало и фотонегативных. Да и обладающий фотопозитивностью вид не всегда, не в любой момент жизни взрослого насекомого сохраняет это свойство. А бывает и так, что фотопозитивными оказываются только самцы или только самки. Более того, при этом методе неизвестна площадь обследуемой зоны.

Но тут важно другое: световые ловушки, не представляющие никакой ценности для изучения численности насекомых, открыли нам одно из любопытнейших явлений в биологии бабочек (а быть может, и других насекомых?). Дело в том, что в зависимости от высоты, на которой поставлены ловушки,— начиная с поверхности почвы и кончая двадцатью метрами над ней — туда попадают не одни и те же насекомые и даже насекомые не одного и того же пола. Это интересное наблюдение было сделано в Ротамстеде Вильямсом. Как сейчас вижу его, этого застенчивого английского натуралиста: восторженно улыбаясь, он демонстрирует всем свои ночные уловы — полные тарелки серых совок, появляющихся с наступлением темноты.

Тэйлор показал, что в зависимости от вида крупных ночных бабочек процент их попадания в световые ловушки сильно колеблется. Некоторые виды попадаются в пять тысяч раз чаще других. Кроме того, даже по отношению к одному виду эффективность одной и той же ловушки подвержена значительным, нерегулярным и необъяснимым

колебаниям. Таков случай с *Agricola lychnides*: отдельные особи начинают попадать в ловушки лишь в то время, когда не менее 10% этих бабочек находится в полете, и то если они летают низко, ниже трех метров. Значит, попадаются особи с теми или иными отклонениями от нормы, так как 90% *Agricola* обычно летают на высоте семи метров. Наконец, никто, по-видимому, не подумал, что нельзя не принимать в расчет и лунный свет. Между тем по данным Прово (1959), в световые ловушки перед новолунием попадает в шесть раз больше комаров и бабочек, чем при полной луне, в то время как всасывающие ловушки никогда не дают такой периодичности. Еще более поразительные наблюдения сделаны Робинсоном. Он размещал ловушки на расстоянии сотни метров одна от другой в одинаковых с виду биотопах на открытом участке. И все же очень часто уловы получались и по объему и по составу совершенно разными, хотя наблюдатель, стоящий у одной из ловушек, видел одновременно еще несколько других. Эти различия в эффективности ловушек, разделенных расстоянием менее чем в сто метров, до сих пор не привлекли внимания исследователей, а ведь одного такого факта достаточно для того, чтобы пересмотреть представление об экологии как о науке весьма несложной...

Такое же разнообразие в уловах обнаруживает Маклеод (1962), применяя пахучие ловушки: синие мухи чрезвычайно неравномерно слетаются к приманкам, стоящим всего в нескольких метрах одна от другой. Может показаться, что существуют локализованные скопления этих мух, однако причина их возникновения не выяснена.

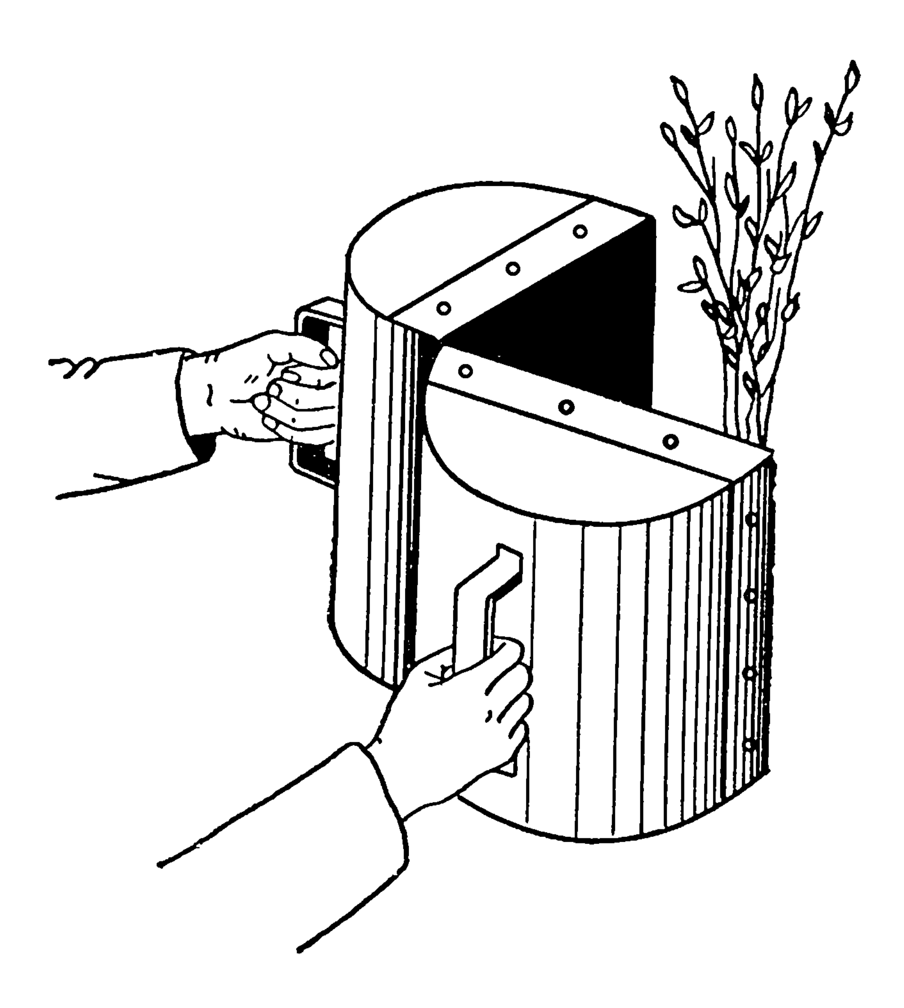
Закон минимума

Используя такие ловушки, как световые, не следует забывать, что результат улова обусловлен снижением освещенности *до минимума, который необходим* для начала активности насекомых. Освещенность, естественно, проходит через этот минимум каждые 24 часа, и именно она сильнее всего действует на активность. Влажность, температура, ветер определяют лишь *степень* активности. Если ночью один или несколько из этих факторов держатся в течение какого-либо времени на неблагоприятном для насекомых уровне, голод бабочек усиливается. Свет — препятствие, обычно тормозящее полет,— оказывается вполне

преодолимым, и бабочки начинают летать при освещении, значительно более сильном, чем обычно (Броларсен, 1943). Все это следует учитывать, когда берешься за подчас неразрешимую задачу — привести кривую активности в соответствие с изменениями *одного-единственного* климатического фактора.

НАСЕКОМЫЕ, ПРЕБЫВАЮЩИЕ В СОСТОЯНИИ ПОКОЯ НА РАСТЕНИЯХ. КАК ИХ ЛОВИТЬ?

Но остается еще один, совсем особый вопрос: о насекомых, которые не летают либо потому, что у них нет крыльев, либо просто потому, что они спокойно сидят в момент, когда приближается наблюдатель. И такая простая с виду задача оказывается дьявольски сложной. Но почему? Говоря о кошении сачком, мы уже обсудили несколько трудностей: насекомые улетают или падают наземь, как только



Селектор в действии (по Шовену, 1956).

почувствуют (в двух-трех метрах) приближение экспериментатора: кроме того, они совершают микромиграции — передвигаются по стеблям сверху вниз, а ведь зона обследования ограничена верхушками стеблей и т. д.

Как-то мы с несколькими учениками пытались захватывать ту или иную часть растения «селектором», то есть цилиндрическим ящиком, обе половины которого имеют острые края. Селектор осторожно подносят к растению и захлопывают так, чтобы намеченная часть растения попала в ящик. Открывают селектор в большом пластмассовом мешке с удушливым газом; остается только вернуться в лабораторию, отделить обломки растения и рассортировать фауну. Таким путем можно получить невероятное количество насекомых, причем улов и по количеству собранного материала и по составу иной, чем тот, который бывает в сачке или во всасывающей ловушке. К этому нужно добавить, что селектор позволяет брать по желанию верхние, средние или нижние ярусы растений.

Вот он, скажете вы, самый правильный метод, который может дать статистически достоверную картину популяции! Не вполне достоверную, к сожалению. Дело в том, что в нашем распоряжении нет метода для точного сравнения. Старые работы проникнуты чуть ли не религиозной верой в достоинства *цилиндра*. Речь идет о большом металлическом цилиндре с острыми краями, которые вонзают в землю вокруг намеченного растения. Если это проделать быстро, все насекомые, сидящие на этом растении, окажутся пойманными. Под действием удушливого газа насекомые погибают, после чего их сортируют в лаборатории. Но об этом мы уже говорили.

Итак, *теоретически* все как будто обстоит превосходно, хотя этот способ и требует большой сноровки. Но посмотрим, как обстоит дело в эксперименте. Приобщившись к культу цилиндра, я, хоть и с большим опозданием, решился заказать таковой и попросил двух моих учеников испытать его на нашем неизменном люцерновом поле. Первый этап операции протекал обычным, уже знакомым вам образом, но когда дело дошло до сбора мелких и самых мелких насекомых, упавших на землю после удушения, оба мои эколога были вынуждены выйти из игры. Ведь насекомые смешиваются с остатками растительности, которые лежат на поверхности почвы, а если она к тому же покрыта еще и травой, то ваше дело совсем плохо.

Так как же быть? Самое досадное заключается в том, что мы и сейчас не знаем этого. Иначе говоря, у нас нет метода отбора средних образцов, пусть сложного, но такого, которому можно было бы довериться. Мы находимся в

положении статистиков, проводящих перепись населения какого-нибудь города, когда они не уверены, что у них в руках все переписные листы, или даже хуже — когда они уверены, что не имеют данных о многих категориях жителей, но не могут установить, о каких именно.

Упомянем и о других методах, слишком недавно введенных, чтобы поручиться за них. Например, расстилают вокруг дерева большую простыню и обрабатывают его повышенной дозой инсектицидов; на полотно после этого падает просто ошеломляющее количество насекомых, особенно если не лениться трясти ветви. Быть может, и стоит обработать какую-то площадь на люцерновом поле сокрушительной дозой инсектицида, разложив на земле у основания стеблей пластмассовые кружочки, облегчающие сбор мертвых насекомых? Но эта работа еще впереди.

НАСЕКОМЫЕ, ПЕРЕДВИГАЮЩИЕСЯ ПО ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ

Другая группа насекомых — другие методы. Даже самое поверхностное наблюдение показывает, особенно в июне, как разнообразны насекомые и пауки, снующие между стеблями на возделанном поле. Напомним, что они находятся там в среде, совершенно отличной от зоны цветков: дождевой воды они почти лишены — ее чуть ли не полностью задерживают растения (особенно люцерна с густо переплетенными листьями); перехватываются почти все световые лучи, кроме зеленой и инфракрасной частей спектра; зато влажность повышена, ветра нет совсем, а температура очень высокая. Да и фауна здесь отличается от той, которую можно собрать с поверхности «растительного океана», но об этом более подробно в следующих главах. Для изучения этой зоны мы располагаем чрезвычайно простым и эффективным методом — ловушками Барбера. Ими усиленно пользовались немецкие экологи. Речь идет о стеклянных банках с широким горлом, в которые налита вода с примесью формалина или какого-нибудь другого ядовитого вещества. Банки зарывают так, чтобы края пришлись вровень с поверхностью почвы, и насекомые падают в раствор. Вильямс (1958) даже присоединил к ловушкам Барбера записывающее устройство; для этого под воронку, которая, собственно, и служит ловушкой,

подставляются поочередно сменяющиеся, скажем каждый час, банки, прикрепленные к вертящемуся диску. Метод, по словам Вильямса, как будто бы довольно верный, хотя панцирные клещи и перепончатокрылые прекрасно избегают ловушек Барбера. По наблюдениям Скугравы (1957), крупные виды ловятся лучше, чем мелкие. Но ряд авторов резко критикует этот способ учета.

ФАУНА ДЕРЕВЬЕВ

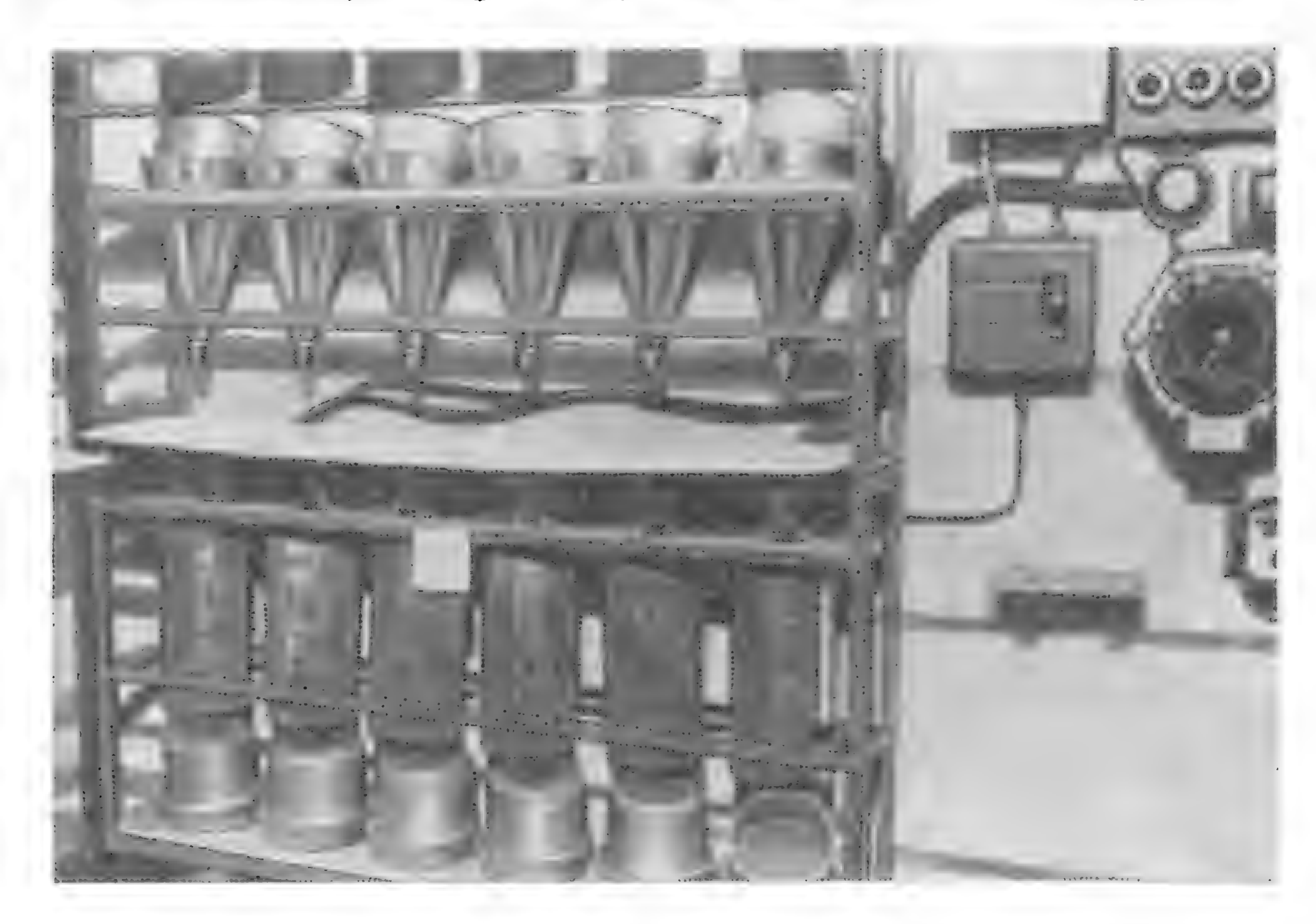
Рассмотрим еще одну среду, для которой вновь приходится менять приемы лова насекомых. Не задаваясь излишними вопросами, энтомологи применяли в прошлом (а некоторые применяют и сейчас) некий почтенный способ сбора насекомых: энтомолог, облаченный в длинную блузу, на ногах — сапоги, какие носят геологи, на голове — мягкий фетр, в одной руке раскрытый зонт, перевернутый и подставленный под ветку, в другой — трость, ею он постукивает по ветке. И падают в зонт все те насекомые, которые не имеют крыльев или не могут достаточно крепко уцепиться за ветку. Когда же вы узнаете, что и сейчас есть авторы — не будем называть имен, — пишущие по этим данным «количественные» исследования, вы сможете судить, как мало еще продвинулась вперед синэкологическая наука. Конечно, если «японский зонтик» может заинтересовать энтомолога-систематика, то для тех, кто занимается вопросами численности и состава энтомофауны, он совершенно бесполезен.

Итак, нужно найти что-то другое. Я только что упоминал об усиленной обработке деревьев инсектицидами, но при этом какое-то количество насекомых может зацепиться за кору или застрять в листве. Лучше, как это сделал Лепуэнт, надеть на одну из веток большой мешок из пластика, а затем, после отсечения ветки, сразу же затянуть его. В лаборатории всю фауну подвергают воздействию удушливого газа и подсчитывают трофеи.

Но есть еще одна зона, никогда систематически не обследовавшаяся,— кора ствола и ветвей. Прикладывая к коре компрессы с водным раствором хлороформа, мне удалось сделать и в этой зоне количественные сборы. Просто не верится, сколько особей можно собрать таким способом.

ФАУНА ПОЧВЫ

Почва, ее фауна и способы сбора этой фауны могли бы сами по себе составить предмет целой книги, и многие энтомологи посвящают себя полностью только этому. Дело в том, что вся энтомофауна почвы в соединении с микрофауной и микрофлорой играет важную роль в процессах

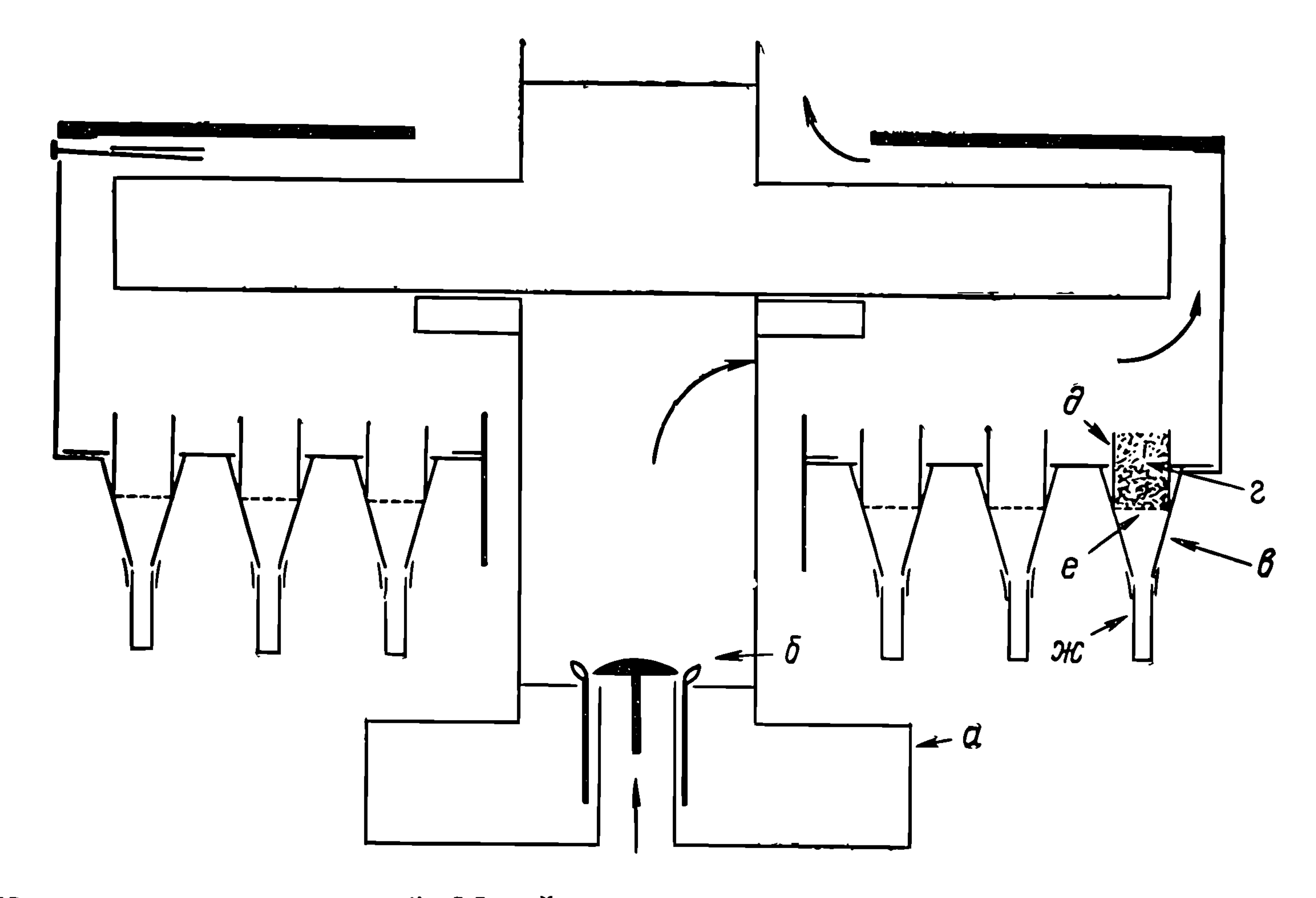


Автоматизированная ловушка Берлезе — Тюльгрена.
Проба почвы нагревается термостатом, и все факторы, играющие роль при отборе образца, можно контролировать гораздо строже, чем в старых моделях.

распада остатков растений и образования гумуса (перегноя). Правильное понимание явления «гумификации» все в большей степени становится основной задачей агронома.

К сожалению, техника сбора насекомых из почвы встречает немало трудностей. Множество мелких насекомых застревает между комочками земли, поэтому техника сбора насекомых зависит от типа почвы. Одни исследователи пытались разрушить структуру почвы, обрабатывая ее различными способами, после чего извлекали из нее всю фауну посредством ряда повторных промывок и просеиваний. Другие авторы старались усовершенствовать аппарат, почти столь же ненадежный, как и сачок, — коллектор Берлезе. Это одно из тех священных чудовищ, какие при-

таились во всех экологических лабораториях. Коллектор похож на гигантскую воронку, закрепленную в штативе с сосудом, имеющим внизу отверстие. Образец исследуемой почвы кладут на решетку в верхней части воронки и включают над ней электрическую лампочку или любой другой излучатель тепла. Что будут делать при таких обстоятельствах насекомые, ясно: гонимые жаром, они могут лишь перемещаться из верхних слоев почвы во все более и более



Усовершенствованный Макфэдьеном аппарат для изъятия членистоногих из почвы.

В парафиновом нагревателе (*а* — на рисунке показан его разрез) отопление (*б*) устроено так, что горячий воздух идет по пути, обозначенному стрелками. Аппарат имеет круглую форму, и горячий воздух проходит над всеми каналами (*в*), содержащими пробы почвы (*г*) в трубках (*д*). Насекомые, убегая от жары и сухости, падают сквозь металлическую сетку (*е*) в трубки (*ж*) (см. предыдущий рисунок).

глубокие, а затем все дальше, дальше — сквозь решетку в воронку и, наконец, в подставленный под нее сосуд. Теперь остается сосчитать их, описать и составить ученое сообщение о фауне почвы и ее вариациях.

А какова ценность этих сообщений? Не стоит бояться правды — почти нулевая, по крайней мере в плане количественном, который главным образом интересует эколога. Ибо как только скептики приступили к оценке данных, полученных при помощи коллектора Берлезе, с количественной точки зрения, так сразу все рухнуло. Какой крах! Ока-

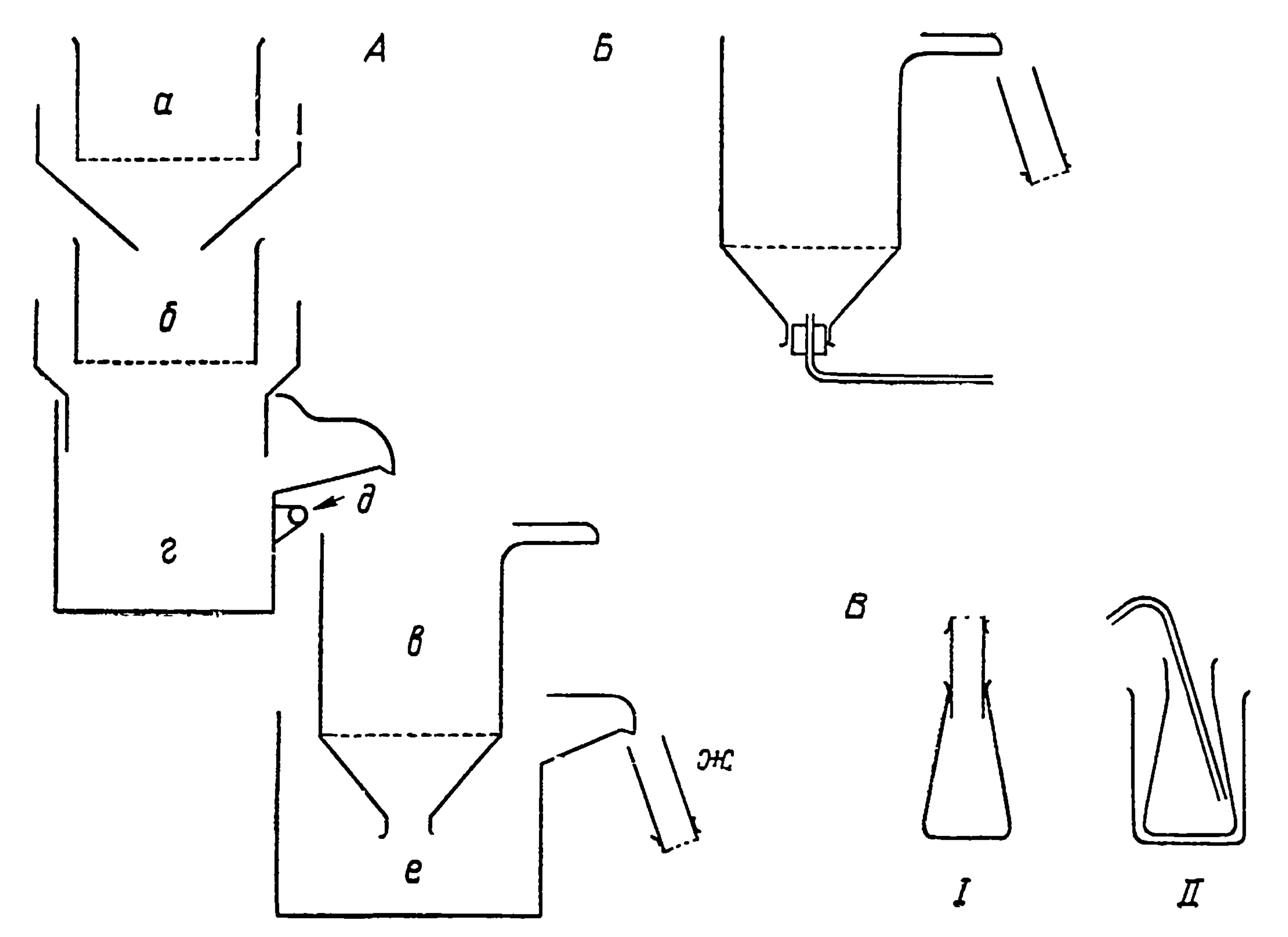
зывается, есть насекомые, которые вовсе не спускаются вниз сквозь прогреваемую землю, они застывают в неподвижности, скованные «термическим оцепенением», и погибают не шелохнувшись. А хуже всего то, что эти же насекомые прекраснейшим образом спускаются, но в почве другого типа, или в слегка модифицированном аппарате Берлезе, или при другом режиме прогревания.

В 1953 г. Макфэдьен попытался внести в коллектор Берлезе кое-какие изменения. Он взял небольшие пробы почвы, избегая всякого уплотнения, которое могло бы снизить подвижность насекомых, и перевернул образец на решетке так, что нижний слой земли оказался сверху. В результате землероющие насекомые, которые при нормальных обстоятельствах находятся в земле глубже остальных, должны проделать путь через весь лежащий в воронке слой, и они смогут это сделать, а неземлероющим, живущим обычно на поверхности, придется проползти какие-нибудь миллиметры. Бесспорно, переворачивание образца почвы — прием весьма хитроумный. Ну, а насекомые? Поступают ли они действительно так, как хотелось бы Макфэдьену? Он, во всяком случае, утверждает, что сбор насекомых получается такой же, как по методу флотации, о котором мы ниже расскажем, хотя и признает, что многие ногохвостки, так же как и многие клещи, неуловимы.

С тех пор немало усовершенствований предлагали и другие авторы. Мерфи (1958), например, советовал помещать в коллектор только тонкие срезы земли, предварительно снимая растительную подстилку: если не сделать этого, насекомые будут спускаться очень медленно.

Истина, по-видимому, заключается в том, что каждая группа микрочленистоногих и каждый тип почвы требуют разработки специальной техники исследования.

Здесь уместно было бы задать себе вопрос: так почему же упрямые исследователи продолжают неуклонно совершенствовать аппарат, самый принцип которого, очевидно, порочен? Потому же, почему не вышел до сих пор из употребления сачок, а также потому, что при помощи этого метода легко получить вполне осязаемые результаты. Весьма впечатляющее зрелище — выстроившиеся гуськом штук двадцать коллекторов Берлезе, которые без сучка, без задоринки «дистиллируют» насекомых в целую батарею склянок. И до чего же не хочется признавать, что цифры, добытые с такой легкостью, не представляют никакой цен-

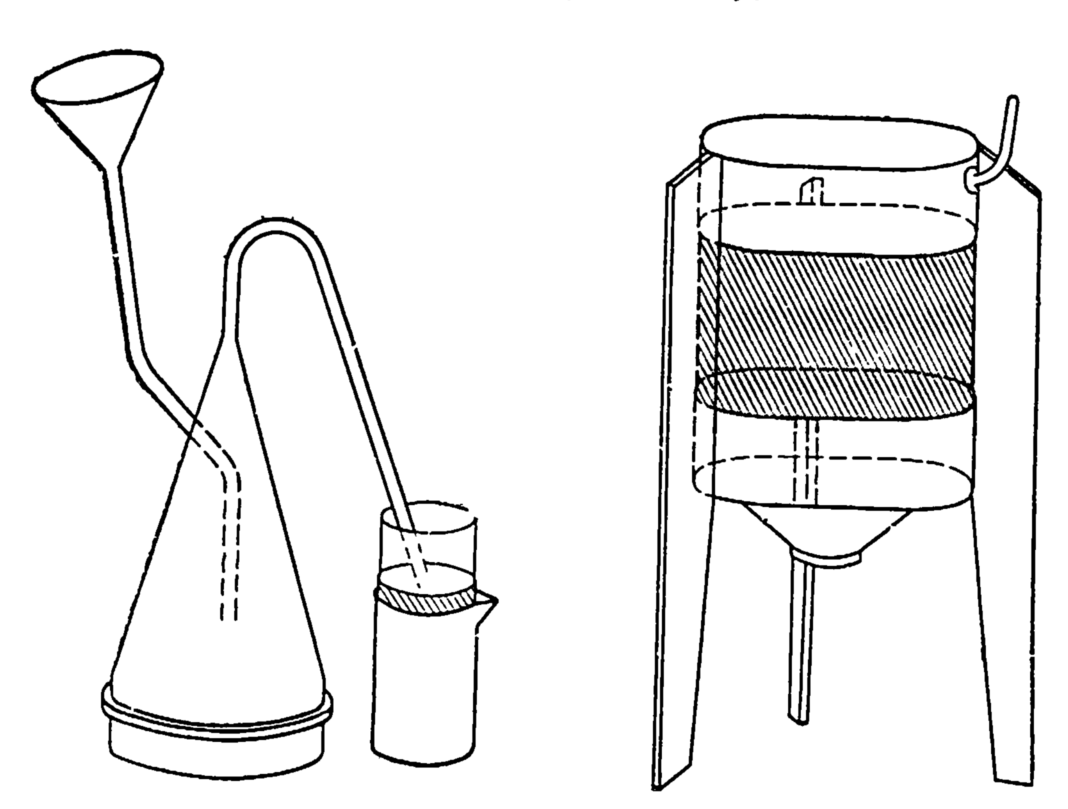


Аппарат для изъятия мелких членистоногих из воды, почвы или растительности.

А — изгнание из почвы с помощью водяной струи; *а, б, в* — сита различной частоты; *г* — сосуд для отстаивания осадка, передвигающийся вдоль оси *д*; *е* — камера, откуда вода выливается в трубку *ж* для последнего процеживания через шелковое сито.

Б — флотационная камера, в которую вводят членистоногих, собранных на сите; через трубку снизу подаются жидкость надлежащей плотности, вроде раствора сернокислого магния, и одновременно с ней пузырьки воздуха.

В — извлечение животных из растительности; содержимое трубки *ж* переносят в сосуд I и, постепенно встряхивая последний, вводят туда же бензол. Растения остаются, а животные всплывают и попадают во внешний сосуд II (по Солту).



Извлечение членистоногих из почвы по методу Д'Агиляра, Бенара и Бессара.

Слева — сортировка по плотности, справа — фильтр, применяемый для сбора образцов (по Шовену).

ности! А ведь если вы отречетесь от метода Берлезе, то что же останется вам, кроме наскучившего *метода флотации?*

Правда, он более надежен, но, чтобы его окончательно доработать, нужно запастись терпением и проделать еще немало исследований. Труднее всего разрушить структуру почвы — она должна состоять из мельчайших крупинок, чтобы ни одно членистоногое не могло в них притаиться. Солт уверяет, что для этого достаточно заморозить землю до —12°, после чего вся масса подогретой земли легко образует в воде взвесь, поддающуюся флотациям и фильтрованиям, а в них-то и заключается основа метода. Надо только в момент флотации прибавить бензол, который смачивает кутикулу насекомых и не смачивает обломки растений; благодаря этому насекомые оказываются в бензоле, а растения плавают на границе между водой и бензолом. Если в этот момент создать вакуум, пузырьки воздуха, помогавшие растениям держаться на воде, будут удалены, и растительная масса опустится на дно. Сбор насекомых таким образом значительно облегчится; Солт собрал 260 000 особей там, где классическими методами удавалось получить только 900.

У трех французских ученых, Д'Агиляра, Бенара и Бессара, появилась мысль, очень простая, но тем не менее, кажется, ни у кого дотоле не возникавшая: раз речь идет о том, чтобы разрушить структуру почвы, то неплохо было бы обратиться за советом к соответствующим специалистам — наверняка они могут кое-что сказать по этому поводу. И действительно, при исследовании почв уже давно применяют метод Демолона: замачивание почвенных проб в 1%-ном лимоннокислом натрии (цитрате натрия), в котором комочки земли разрушаются с величайшей легкостью. Д'Агиляр и его сотрудники стали промывать почвенные пробы в баке, оборудованном очень мелким фильтром, отделяющим все частицы, меньшие по размеру, чем самые мелкие из разыскиваемых насекомых. После нескольких фильтраций сквозь ряд сит с постепенно увеличивающимися ячейками материал пропускают через «сепаратор», содержащий жидкость повышенной плотности, что позволяет отделить минеральные элементы. И еще один важный момент, о котором думали доселе лишь немногие,— *эталонирование* метода. Трое исследователей провели его, вводя в почвенную пробу «посторонних» членистоногих, и каждый раз этих насекомых удавалось обнаружить.

Но все эти методы — и те, что предназначаются для почвенной фауны, и те, что рассчитаны на фауну травянистого слоя,— требуют непомерно долгого и утомительного подсчета насекомых, над которым должна корпеть целая армия технических сотрудников. В этом одна из причин, которые ограничивают и всегда будут ограничивать развитие экологии, во всяком случае до тех пор, пока не будет найдена возможность автоматизировать подсчет.

И это совсем не такая несбыточная фантазия, как может показаться. Ведь среди множества признаков, отличающих один вид от другого, есть такой признак, как *плотность*, и о нем-то обычно забывают. Бактериологам удается весьма успешно разделять бактерий по видам, помещая их во взвешенном состоянии в жидкости надлежащей плотности. Таким именно способом Зейнхорст, например, классифицировал нематод по отдельным видам. Фэй и Морленд выделили в культуре комаров представителей разного пола и возраста. Для этого они дали культуре стекать между двумя стеклянными пластинками, сложенными под углом, который можно отрегулировать так, что для пропускания одного литра жидкости потребуется 45 секунд. Особи различных полов и разных стадий располагаются тогда полосами, лежащими одна над другой, и их постепенно снимают у нижнего края. Лоу и Дромгул (1956) пошли дальше и разработали электронный счетчик для тлей, пребывающих во взвешенном состоянии в жидкости; такой счетчик можно приспособить и для других видов насекомых.

ОБРАБОТКА РЕЗУЛЬТАТОВ. ЕЩЕ НЕМНОГО СТАТИСТИКИ

Обработка результатов — дело чрезвычайно тонкое, к тому же за последние годы шагнувшее далеко вперед. Появилось множество статей и даже специальных периодических изданий, посвященных математической оценке изменчивости численности популяций. Ведь демография и изучение популяций животных — всегда родные дочери математики. Целый месяц собирать насекомых с поля люцерны — это само по себе еще ничего не значит. А вот если мы, например, захотим установить, следуют ли колебания численности популяций за колебаниями температуры? Придется определить изменения в численности попу-

ляций между днями с одинаковой температурой. Ведь мы имеем дело с биологией, а в этой науке еще никто никогда не встречал ни одной цифры, которая оставалась бы строго постоянной даже при неизменных внешних условиях. Затем нужно будет вычислить, достаточно ли велики, чтобы быть статистически достоверными, колебания, следующие за температурными изменениями; иначе говоря, нужно установить, в какой степени им можно доверять и действительно ли они связаны с температурой.

Статистику можно применить и для другого, удивительно простого метода, который также позволяет подсчитывать изменения в численности популяций. Метод этот был разработан Джексоном, и принцип его теперь хорошо известен всем экологам. Ловится очень большое количество (несколько тысяч) насекомых, их метят каким-либо красящим веществом либо радиоактивным изотопом. Затем насекомых выпускают, а лов продолжают, устанавливая, в какой пропорции меченые насекомые встречаются среди немеченых. В конечном счете все сводится к измерению крепости *раствора*; ясно, что чем больше масса «растворителя», тем слабее будет концентрация «растворенного вещества». Повторными измерениями на периферии и в центре очага массового размножения насекомых можно даже вычислить показатели рассеяния или, наоборот, «иммиграции». Адамс (1951) составил таблицы, позволяющие установить степень статистической достоверности методов повторного отлова.

Немало и других путей применения математики и статистики в экологии. Коль (1946) пробует анализировать *степень скученности* популяции. И правда, размещение живых существ редко бывает случайным — они склонны держаться группами по 2—4 особи (как, например, птицы). Такой тип распределения статистики называют «контагиозным»; математическая теория этого явления известна, она позволяет косвенно рассчитать степень взаимного привлечения. Вильямс, выловив в Ротамстеде 850 000 бабочек, показал также возможность определения *коэффициента разнообразия*. По утверждению математика Фишера, в пробе, взятой наудачу из одной популяции, обязательно окажется много видов, имеющих только по одному представителю, половина общего числа видов будет представлена двумя особями, треть — тремя и т. д. Если отложить на оси абсцисс число особей, а на оси ординат — чис-

ло видов, получится гипербола, доказывающая, что распределение видов в ряде проб подчинено простому закону; по мнению Вильямса, существует линейное соотношение между числом видов и логарифмом числа особей. В большей пробе коэффициент разнообразия практически соответствует числу видов, представленных одной особью. Определение коэффициента разнообразия помогает избегнуть слишком часто совершаемых ошибок. Например, в неблагоприятном биотопе с малочисленной фауной нередко наблюдается малое число видов в каждом роде: это может быть просто следствием того, что с плотной популяции снята относительно небольшая проба. Вот тогда измерение коэффициента разнообразия становится необходимым. Оно сразу выявляет довольно любопытный факт — в небольшом сообщении насчитывается меньше родов. Существует, по-видимому, своеобразный отбор, скорее по принципу «более одного вида на один род», чем по принципу «один вид в различных родах». По таблицам же можно вычислить любую из трех величин (коэффициент разнообразия, число видов, число особей) при условии, что значения двух остальных известны (Фишер, Корбетт и Вильямс, 1943).

ЭКОЛОГИЯ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЯ ПОЛЕВАЯ

Эти краткие, слишком сжато изложенные примеры ясно показывают, что математики и экологи могут и должны взаимно поддерживать друг друга. Любовь к истине вынуждает меня признаться, что они еще весьма далеки от этого, даже наоборот — никак не могут договориться. Работающие в полевых, естественных условиях экологи ставят в вину математикам их архиошибочные предпосылки и упрощенчество, своевольное пренебрежение параметрами, отсутствие какого бы то ни было представления о задачах, которые реально ставит перед ними природа. И мы увидим из приведенных ниже примеров, что экологи не ошибаются. Но есть ведь и другая сторона вопроса: мыслимо ли, занимаясь учетом численности видов — будь то демография или учет популяций животных,— забывать о статистике? Это было бы явным абсурдом. Вся беда, по-моему, в том, что многие экологи не чувствуют себя причастными к статистике и не имеют никаких контактов с проблемами демографии. Даже мысль о составлении сводок смертности

насекомых с разбивкой на возрастные группы возникла сравнительно недавно. Уатт (1961) провел этот анализ и систематизировал его результаты на перфокартах, которые можно закладывать в счетную машину. Так открылся путь к «имитации» процессов колебания численности: стало возможным, например, вводить в расчеты фактор теоретической смертности, касающейся только яиц на поздних стадиях развития, и изучать ее последствия и т. д.

Основной аргумент, выдвигаемый полевыми экологами в их споре с математиками, таков: невозможно узнать и, главное, количественно определить все факторы, влияющие на колебания численности популяций. Но, возражают им Моррис и Уатт (1962), среди этих факторов, кроме нескольких ключевых, нет, пожалуй, ни одного, имеющего сколько-нибудь реальное значение, ключевых же бывает всего четыре-пять, не больше. Но в таком случае математический анализ вполне осуществим. Так, у тех пяти видов насекомых, которых Уатт взял в качестве примера, 68—90% вариаций зависят от колебаний одного-единственного показателя — числа выживших яиц. И можно доказать, что именно этот фактор является ключевым, основав на нем одном оказавшиеся точными предсказания относительно изменений численности популяции.

С другой стороны, существует обстоятельство, могущее смутить полевого эколога: природа не представляется «марковской», иными словами, результаты такого воздействия, как обработка инсектицидом, не могут быть переданы цепью Маркова, которая выражает взаимосвязанность событий. Ряд взаимозависимых переменных X_1, X_2, ..., X_n в том случае образует цепь Маркова, если при известных X_1 и X_n можно безошибочно предсказать X_{n+1}. В экологии же причины событий часто слишком «разветвлены», чтобы образовать линейные марковские цепи. В цепи такого типа изменения, происшедшие между временем t и временем $t + 1$, являются только функцией состояния во времени t. А в природе они часто могут зависеть от состояния в момент $t—1$. Проведенный Уаттом анализ колебаний численности популяций сосновой пяденицы показывает более тесную связь с состоянием $t — 2$, чем с $t — 1$; это происходит оттого, что некоторые факторы оказывают свое влияние с большим запозданием.

Самка домового сверчка — насекомого, широко используемого в лабораториях из-за легкости его разведения.

III

НАСЕКОМЫЕ В ЛАБОРАТОРИИ

Между экологией и общей биологией идет ожесточенный спор, спор специалистов, работающих в полевых условиях, и специалистов, придерживающихся лабораторных методов. Об этом я уже упоминал в предшествующих главах; пожалуй, непосвященному трудно будет разобраться в сути происходящего. А она в том, что в спор вовлечены люди двух разных типов, и это скорее столкновение двух темпераментов, нежели двух концепций.

Одни любят свежий воздух, ветер, тяжелую и длительную физическую нагрузку. Наблюдение природы скоро — слишком скоро — вскрыло перед ними никчемность многих кабинетных теорий. Поэтому они не очень склонны к теоретизированию и еще меньше — к экспериментированию. Правда, такие специалисты признают эксперимент базой науки, но признание это вынужденное. Ведь практически-то они сами никогда не экспериментируют. Мне встретилось несколько биологов такого склада, когда я, продолжая свои лабораторные исследования, отправился изучать в природе перелетную саранчу. Как специалисту сугубо лабораторному, мне пришлось снести немало насмешек, но они меня нисколько не трогали: полевые биологи подчас сами не знают, о чем говорят, когда насмехаются над лабораторными исследованиями. Большинство, 99% этих людей никогда такой работой, в сущности, не занималось. К тому же они по характеру своих исследований главным образом систематики; за пределами чистой таксономии они сразу же теряются и из чувства самосохранения, естественно, насмехаются над тем, что им недоступно.

Другая крайность — люди, никогда не выходившие из лаборатории, да и не желающие из нее выходить. Ибо, утверждают они, в полевых условиях никакое явление нельзя правильно истолковать; слишком много здесь разных факторов и изолировать их невозможно. Это люди, работающие только над банками с *Tribolium* или дрозофилой и только на результатах экспериментов строящие свои теории. Они же некогда создали теорию тропизмов и занима-

лись изучением «поведения в камере», пока работы Лоренца и его последователей не показали им, что для животных все-таки как-то естественнее жить не в клетке, а на свободе.

Разумеется, истина, как это часто бывает, лежит где-то между этими двумя крайностями. Но найти ее нелегко.

Домовой сверчок (увеличено).
Надкрылья частично открыты, сверчок сфотографирован в момент стрекотания (потирает надкрылья одно о другое).

Действительно, данные, полученные только в полевой обстановке, редко приводят к достоверным выводам, но ошибочно было бы утверждать, что здесь исключен эксперимент. Лепу́энт показал, что и в полевых условиях возможен экологический опыт, причем его не так трудно поставить. Например, говорит Лепуэнт, вы считаете, что некоторые виды находят пристанище в хвое сосен и других деревьев потому, что влажность здесь выше, чем где бы то ни было. Именно поэтому кривая общего числа пойманных насекомых и гигрометрическая кривая параллельны. Но в таком

случае что же мешает обильно полить растение? Если параллельность кривых отражает реальное явление, то численность фауны должна резко возрасти и довольно долго сохранять высокий уровень, так как микроклиматология учит нас, что результаты полива сказываются в течение долгого времени. Если же результат не совпадает с нашими предположениями, то, очевидно, здесь замешан другой фактор, например температура. Тогда почему бы не затенить растение с помощью не пропускающих света щитов? Температура должна понизиться. Правда, уменьшится и освещение, а в таком случае окажутся измененными уже два фактора, что не вяжется с требованиями методики эксперимента. Но щит больших размеров, установленный на большем расстоянии, тоже даст тень, однако она будет не такой густой, и поглощение света уменьшится; следовательно, можно в какой-то мере разъединить два фактора — свет и тепло, например, или любые другие. Достаточно немного поразмыслить, и очень скоро становится ясно, как удивительно разнообразны опыты, которые можно проводить в таких условиях.

Значит, нет оснований считать постановку эксперимента невозможной — его мешают ставить лень и отсутствие воображения у того, кто мог бы быть экспериментатором. Реальное положение таково: не все возможно в лаборатории, равно как и не все возможно в поле. Здравый смысл требует, чтобы специалисты обоих направлений в своих исследованиях поддерживали друг друга. Так они и должны были бы поступать, если бы люди науки всегда в своих действиях руководствовались здравым смыслом, но увы!..

ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ В ЛАБОРАТОРИИ. МЕТОДЫ

Попытки упростить невероятно запутанные взаимосвязи, встречающиеся в природе, простым переводом их в масштабы лаборатории предпринимались давно. Очень многие насекомые поддаются «выращиванию в банке», где, казалось бы, можно управлять внешними и внутренними факторами, определяющими их развитие. Периодические подсчеты численности популяций могут дать солидную математическую базу, из которой как по мановению волшебной палочки можно извлекать общие закономерности, применимые и в естественных условиях. Но довольно

скоро, как мы увидим, надеждам приходится стать скромнее. Впрочем, многие ученые, в частности американские, находят в исследованиях такого типа нечто, полностью совпадающее со складом их мышления, и литература, посвященная популяциям вредителей зерна (а вопрос касается в основном этих насекомых), становится с каждым днем все обширнее. Я вполне допускаю, что в конце концов банка с *Tribolium* выступит как конкурентка любимой генетиками бутылки с дрозофилой. Дело зашло так далеко, что на конгрессе энтомологов в Монреале я мог уже любоваться легендарным прибором — «автотрефоном», сконструированным Стенли (1951—1953). Склянки с зерном, заселенные *Tribolium*, движутся в автотрефоне по наклонной плоскости, на которой поддерживаются оптимальные температура и влажность. Через равные промежутки времени прибор сам берет пробу, отсеивает *Tribolium* и отделяет их от корма, экспериментатору остается только сосчитать количество особей хрущака.

Можно надеяться, что в недалеком будущем соответствующая электронная установка позволит устранить и самого экспериментатора — его заменит вычислительная машина.

Как я только что говорил, полученные таким путем материалы прекрасно поддаются математическому анализу, но это вопрос особый, и я коснусь его лишь мимоходом, ибо, подобно многим биологам, обладаю весьма скромной математической подготовкой. Похоже, исследователи выбрали из числа всех насекомых именно вредителей зерна и муки, в частности *Tribolium*, не потому, что они представляют какой-то особый научный интерес, а из-за того, что они очень удобны для экспериментирования. По той же причине психологи-экспериментаторы именно белую крысу заставили бегать в лабиринте, совершенно не задумываясь, имеет ли крыса сама по себе большее значение, чем какое-либо другое позвоночное, или она особенно типична для класса млекопитающих. И весьма вероятно, что генетические исследования ведутся в основном на дрозофиле именно потому, что ее легко разводить в банках. Только, прошу вас, не примите за серьезную критику эти приправленные некоторой иронией заметки. Я и сам часто останавливал свой выбор на каком-нибудь объекте по той причине, что он удобен в эксперименте. И даже лучший в мире план опыта должен обладать одним обязательным качеством:

быть практически осуществимым. Но при этом не нужно закрывать глаза на то, что ставишь себя в условия особого частного случая; поэтому делать обобщающие выводы следует с величайшей осмотрительностью.

Ну, а что касается вредителей зерна и муки, то тут все же может возникнуть вопрос: не слишком ли специфична их биология и не очень ли она отличается, скажем, от биологии растительноядных вредителей, живущих на лоне природы? И не в этих ли уж очень явных различиях причина того, что иные полевые экологи резко отвергают многие выводы экологов «школы *Tribolium*».

Но как бы там ни было, а мы благодаря усилиям неутомимых и страстных исследователей получили массу полезных сведений о биологии популяций вредителей зерновых культур. Как говорит Парк, даже критикуя склянку с хрущаком, мы все же должны признать, что имеем в ней не просто вымышленную *биологическую модель* и выводы, на которые она наталкивает, приложимы, во всяком случае, к широко распространенной категории вредителей. Ничто не мешает нам продолжить наши рассуждения и приложить эти выводы к явлениям другого порядка.

ЭФФЕКТ ГРУППЫ

Еще сравнительно недавно было замечено, что любое животное реагирует на приближение сородичей, изменяя не только характер своего поведения, но и физиологию: рост, аппетит, время вступления в диапаузу и т. д. Это так называемые «эффекты группы», которыми особенно интересуются французские исследователи. Круг их интересов лежит довольно далеко от интересов американских ученых, которые выращивают обширнейшие популяции вообще всех насекомых — вредителей зерна и подсчитывают их число — подход типично статистический. Они никогда не задавались, например, вопросом, не отличается ли в чем-либо биология *двух* особей *Tribolium* от биологии изолированного насекомого — именно это и интересует французов, которые изучают физиологические взаимосвязи представителей одного и того же вида, взятых в очень ограниченном количестве.

Выбор видов, на которых изучался эффект группы, значительно шире у французов, чем у американцев; французы открыли его у саранчи, тараканов, кузнечиков, тлей,

гусениц — походного шелкопряда и прочих, — у пчел, муравьев, ос, палочников, мышей и т. д. После их исследований четко проступили контуры сложнейшего сплетения взаимных влияний, ни в чем не схожих с простыми механическими факторами, этой мягкой подушкой, на которой так сладко почивают американские ученые. Сплошь и рядом две особи одного вида вызывают друг у друга сильнейшее *ускорение* роста. Основа воздействия — чувственная, и нередко его можно устранить или даже придать ему обратную направленность, ампутируя различные органы чувств. Я утверждаю, что ускорение роста (или продление сроков жизни у общественных насекомых) очень значительно и должно полностью изменить ход кривых роста популяции, главным образом в начальной их фазе. Однако довольно скоро, особенно когда плотность популяции чрезмерно возрастает, проявляются полупатологические симптомы перенаселенности, overcrowding, рост сильно замедляется и отклоняется от нормы. Вот именно эта вторая фаза и привлекла внимание биологов американской школы, в то время как французы сосредоточились исключительно на исследовании первой.

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Наконец, как мы уже говорили, к проблеме можно подойти еще и другим путем. Я имею в виду математический подход, применимый и в лаборатории и в поле. Он, кажется, сулит больше шансов на успех, и очень многие биоматематики избрали именно его. Авторы классических трудов Верхальст, Росс, Пирл и Рид, Лотка и Вольтерра уже рассказали о нем достаточно полно, чтобы не распространяться на эту тему, тем более что это потребовало бы увеличить объем книги по меньшей мере вдвое. Биоматематики избрали метод, нисколько, заметим, не абсурдный; суть его заключается в том, что на основе априорных утверждений без их предварительного сопоставления с реальной действительностью выводятся функции, а уж эти функции сопоставляются с подлинными статистическими данными о движении численности. Понятно, такой метод весьма соблазнителен; по замечанию Неймана, Парка и Скотта, он напоминает методы, используемые в генетике Калтоном и Пирсоном. Правда, биоматематики изучали в основном взаимоотношения вида и его паразита.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОСОБЯМИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОДНОГО ВИДА

Работы американских биологов по экологии *Tribolium* столь обширны, что полное изложение их здесь невозможно. Придется выделить лишь несколько вопросов. Например, Лесли и Парк (1949) хотели приложить к *Tribolium* те же формулы, какие используются для вычисления *истинной скорости естественного прироста* людей. Прежде всего нужно знать переменную lx, выражающую вероятность того, что самка после рождения сможет достичь возраста x; тогда смертность можно обозначить через $x = dlx/lxdx$. Затем вычисляют mx, или среднее число потомков, производимых за единицу времени каждой самкой в возрасте x. При этом популяция возрастает в числе N согласно выражению $N/dt = rN$, причем параметр r соответствует *истинной скорости прироста.* Можно, впрочем, записать и $r = b - d$, как разность между коэффициентом рождаемости и коэффициентом смертности. Лесли и Парк показывают, что для *Tribolium* $r = 0{,}101$ в день; это означает, что популяция, которая увеличивается с такой скоростью, удваивается за 6—9 дней или возрастает на 10,5% в день, так как коэффициент рождаемости на один день и одну особь составляет 0,154, а коэффициент смертности 0,053.

Но различные авторы, в их числе Уатт (1955) и Утида (1956), применяли другой чрезвычайно интересный метод. Исходная мысль Уатта и Утиды, подобно всем плодотворным идеям, очень проста: вы утверждаете, что смертность и рождаемость всегда следуют той или иной заранее определенной вами кривой? *Но кто же в таком случае мешает вам исключить* или, наоборот, *прибавить одну возрастную группу* (яйца, личинки, куколки, взрослые насекомые) и проанализировать последствия произведенной операции? Будут ли они совпадать с расчетами, которые можно было сделать заранее?

Отправной точкой Уатта было математическое исследование возможностей эксплуатации рыбных ресурсов. Очень важно знать, каково среднее количество рыбы, которое можно добывать в том или ином месте, не рискуя подорвать естественные возможности восстановления популяции. Недаром многие математики бились над этой трудной проблемой. Но возможность восстановления популяции

зависит не столько от общего числа остающихся особей, сколько от их распределения по возрастным группам. *Увеличение интенсивности эксплуатации может даже привести к возрастанию продуктивности,* разумеется, в определенных пределах; ведь правильно ведущийся лов, устраняя, например, группу слишком старых взрослых особей, снижает внутривидовую конкуренцию. К тому же популяции свойственна определенная устойчивость, гомеостаз, в том смысле, что есть тенденция возмещать убыль особями того же возраста, что и выловленные (пирамида возрастов, свойственная данному виду и данной местности, имеет склонность рано или поздно восстанавливаться).

При средней интенсивности эксплуатации изменения в составе популяции сглаживаются, потому что механизм колебаний (он в значительной мере зависит от скопления старых взрослых особей) частично блокируется, причем, идет ли речь о рыбах или о *Tribolium,* выводы будут примерно те же, и это важно. Но не нужно думать, что все уже ясно, так как многих изменений в составе популяции еще нельзя ни понять, ни предугадать. Одна из последних работ Уатта почти не оставляет иллюзий на этот счет: при математической модели с 39 параметрами (!) остается, говорит он, еще 34% изменений, с которыми невозможно разобраться. Так что же? Не махнуть ли на все рукой, не отказаться ли, например, от анализа последствий обработки поля инсектицидами? Конечно, нет, и мы очень скоро убедимся в этом; но сначала упомянем об исследованиях Утиды. Он изымал из культуры *Calandra oryzae* всех взрослых особей после пяти, десяти, пятнадцати, двадцати и двадцати пяти дней культивирования. При этом наблюдались непрерывные изменения кривой воспроизводства (отношение между плотностью потомства и плотностью производителей) и кривая популяции *Calandra,* обычно сильно отличающаяся от кривой *Tribolium,* неукоснительно приближалась к ней, когда взрослых особей оставляли в среде на более или менее продолжительный срок.

ПОСЛЕДНИЕ ДОСТИЖЕНИЯ В МАТЕМАТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ

Но Уатт не опустил рук после такого, несколько разочаровывающего вывода. Он по-прежнему был склонен применять к насекомым методы демографии и для этого

нанес на перфокарты различные популяционные характеристики: распределение по возрастам личинок, вероятность выживания каждой особи и т. д. (1961). Экологи проявляют все больший интерес к установлению подобных деталей; так, Кейцо Киритани составил для *Nezara viridula* подробнейшие таблицы, дающие информацию о шансах на выживание каждой возрастной группы. Когда все эти данные занесены на перфокарты, их можно ввести в вычислительную машину и проводить опыты, основанные на *имитации* биологического процесса машиной. Когда Уатт применил этот метод для расчета возможных последствий обработки инсектицидами, неожиданно оказалось, что многократные обработки, видимо, бессильны сократить популяцию ниже чем до 35, а то и до 57% контрольной. Уатт *готов был допустить, что яды снижают внутривидовое давление до такой степени, что их применение делает неизбежным огромный восстановительный прирост популяции.*

По тому же поводу и тоже с помощью вычислительных машин и имитационных методов Моррис и Уатт (1963) дают чрезвычайно интересный ответ на извечный упрек полевых экологов, считающих, что биоматематики тратят силы впустую, поскольку якобы невозможно узнать, а тем более количественно определить все факторы, влияющие на изменение популяций. В действительности, возражают Моррис и Уатт, существенное значение имеют лишь некоторые «ключевые факторы», и зачастую таких факторов оказывается всего четыре-пять, не больше. Так, у пяти вредителей, взятых Уаттом для примера, 68—90% дисперсии связано с изменением единственно количества выживших яиц. Оба наши автора подчинили идею о ключевых факторах железному правилу науки — проверили ее экспериментом. И оказалось, что можно достаточно точно предвидеть возможные изменения состава и численности популяций этих вредителей.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Безусловно, при выращивании насекомых температура — важный фактор, но мы видели, как само присутствие насекомых изменяет температуру среды и должно, следовательно, рикошетом отражаться на их же развитии. Влажность, перейдя за известный предел, становится помехой

для прироста популяции *Tribolium,* так как приводит к развитию гриба. Однако при более глубоком изучении явлений все оказывается значительно сложнее. Нужно различать влажность воздуха и влажность муки — между ними нет прямого параллелизма; скажем точнее: в верхних слоях муки влажность ближе к влажности воздуха, поэтому в банке сверху вниз идут микромиграции насекомых, изменяющиеся в зависимости от времени суток и от размеров популяции. Да и чувствительность к влажности у различных стадий насекомых неодинакова.

Но главное — и об этом не нужно забывать, — сами насекомые вносят в муку экскременты и различные выделения, постепенно изменяющие ее свойства. Значение этого фактора рассмотрено в достаточно полном руководстве по экологии пяти авторов — Элли, О. Парка, Т. Парка, Эмерсона и Шмидта. В муке, измененной («кондиционированной») таким образом, наблюдаются подчас неожиданные эффекты. В ней, например, снижается плодовитость насекомых, что само по себе не удивительно, так как она должна быть в известной степени токсичной для *Tribolium.* Но *одновременно* она каким-то неведомым путем снижает и поедание яиц. А ведь, по мнению американских ученых, склонность насекомых к поеданию своих собственных только что отложенных яиц — один из самых мощных факторов сокращения численности популяций (несколько ниже мы увидим, что недавно эти представления коренным образом изменились). Самки, вскормленные свежей мукой, спариваясь с самцами, питавшимися на кондиционированной муке, откладывают меньше яиц — как же сложен механизм регуляции плодовитости, который, оказывается, воздействует и на самцов! Авторы старой школы считали, что процент способных развиваться яиц при этом не снижался. Но, как мы убедились впоследствии, эти авторы еще недостаточно глубоко разобрались в проблеме.

НОВЫЙ ЭТАП. РАБОТЫ ЛЕ ГЕ БРЕРЕТОНА (1962—1963)

В грудах научных трудов, которые перебирает исследователь, если он хочет быть в курсе всех последних достижений науки, не часто встречаются статьи, способные вывести вас из блаженного состояния «читательской дремоты». Просматривая отдельные работы, чаще всего убеждаешься в том, как много в них скуки и как мало ге-

ниальности. Сколько объемистых сочинений можно вполне удовлетворительно изложить в нескольких строках! И как редки те, другие, иногда занимающие совсем немного страниц, но зато с первых же строк заставляющие вас встряхнуться и забыть о сне! Вот к таким работам и относится сообщение Ле Ге Бреретона о *Tribolium*. Но до конца оценить значение этой статьи можно, лишь ознакомившись с исследованиями, которые провели на мышах Кристиан и ученые его школы.

Кристиан заметил в размножении мышей, выращенных в террариуме, некие довольно странные отклонения от нормы. На определенной площади при отсутствии вмешательства извне и при условии обильного корма по прошествии нескольких месяцев оказывается всегда одно и то же количество мышей. При этом их надпочечники претерпевают характерные изменения. Вначале, пока популяция еще относительно невелика, размер надпочечников нормален, но по мере увеличения популяции быстро увеличиваются в объеме и надпочечники. В конце концов они достигают чрезвычайно крупных размеров, и одновременно с этим почти полностью прекращается размножение мышей. Прекращается не потому, что самцы перестают покрывать самок, а потому, что самки утрачивают способность к зачатию, что, несомненно, связано с изменением надпочечников и гипофиза. Если открыть мышам доступ в другой террариум, плотность популяции в первом снизится, надпочечники сейчас же обретут первоначальные размеры и размножение снова станет нормальным.

Под впечатлением столь любопытных фактов Ле Ге Бреретон решил самым тщательнейшим образом изучить оплодотворенность яиц *Tribolium*. Для этого он стал регулярно просеивать муку через сито, отделяя от нее яйца сразу после их откладки. Это должно было почти полностью исключить пожирание яиц. Оказалось, что чем многочисленнее популяция, обитающая в одном и том же объеме муки, тем ниже процент яиц, из которых выходят личинки. Следовательно, сами самки регулируют оплодотворение яиц, а тем самым плотность популяции.

Все это чрезвычайно важно, так как речь идет о системе, по-видимому, общей для всех животных, раз она функционирует и у мышей и у насекомых, правда, на основе весьма различных механизмов — ведь у насекомых нет ни надпочечников, ни гипофиза. И в то же время это *не дар-*

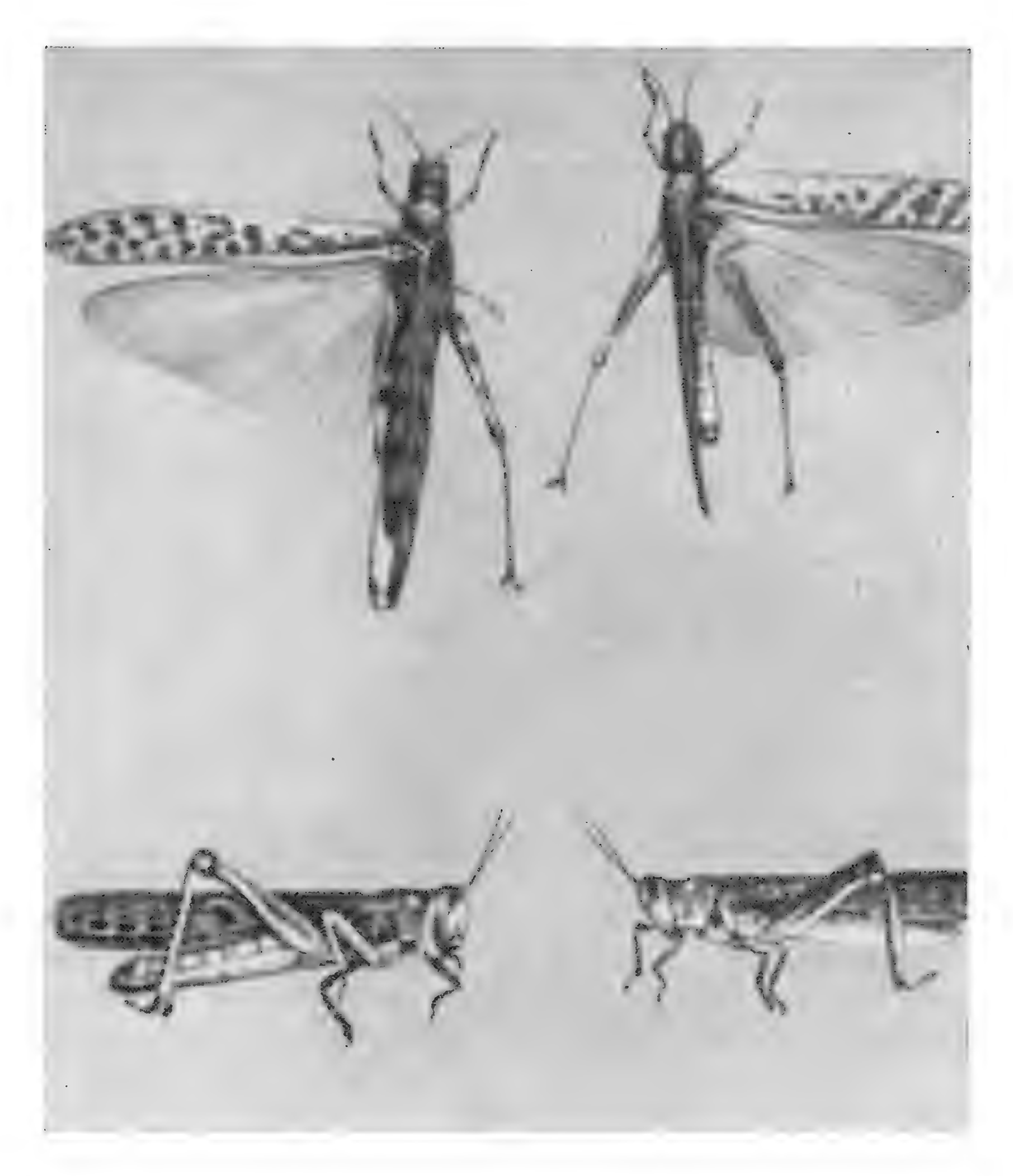
виновская, по меньшей мере не предусмотренная Дарвином, *система регуляции,* поскольку тут не имеется в виду ни отбор, ни борьба за существование. Задолго до того, как могут вступить в действие эти факторы, *Tribolium* и мыши сами начинают регулировать свое размножение. И это лишь один пример. А сколько у жизни еще может быть разных путей, которыми она приходит к установлению биологического равновесия? Мы поговорим о них, когда речь пойдет об эффектах группы.

ДРУГИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАЗВИТИЕ ПОПУЛЯЦИИ

Ученые уже давно заметили, что существует оптимальная плотность заселения. Чепман и Элли показали, например, что, когда культура засеяна из расчета 0,125 особей *Tribolium* на грамм пищевой среды, рост идет быстрее, чем при посеве по 0,062 особей, как и при более высоких плотностях (подтверждено Парком, 1932—1933). Маклейен помещал 8, 8, 8, 4, 8, 16 пар *Tribolium* в 16, 8, 4, 1, 1, 1 граммов муки соответственно, и по его наблюдениям оптимум обнаружился при плотности 2 жучка на грамм.

Однако Кромби (1943), используя для опытов заранее оплодотворенных самок, уже не наблюдал влияния плотности заселения на рост популяции. Им же установлено (1942), что сосредоточение взрослых особей неизменно подавляет откладку яиц большинства насекомых — вредителей зерна, но оплодотворенность яиц при этом не страдает, что прямо противоположно результатам, полученным Ле Ге Бреретоном, — несомненно, из-за различия условий эксперимента. Кромби видит причину такого отклонения от нормы в борьбе за место для откладки яиц; это, бесспорно, близко к правде, так как Ито заметил, что число лунок, вырываемых *Tribolium* в муке перед откладкой яиц, определяется площадью поверхности муки.

Зерновка *Callosobruchus chinensis* дает самое многочисленное потомство при определенной плотности популяции, которую можно считать оптимумом еще и потому, что период развития при ней всего короче; зато *вес* особей при этой же плотности *минимальный* и у самцов и у самок. С повышением плотности потомство сокращается обратно пропорционально плотности. В этом случае высокая плотность сильно снижает плодовитость и способность к опло-

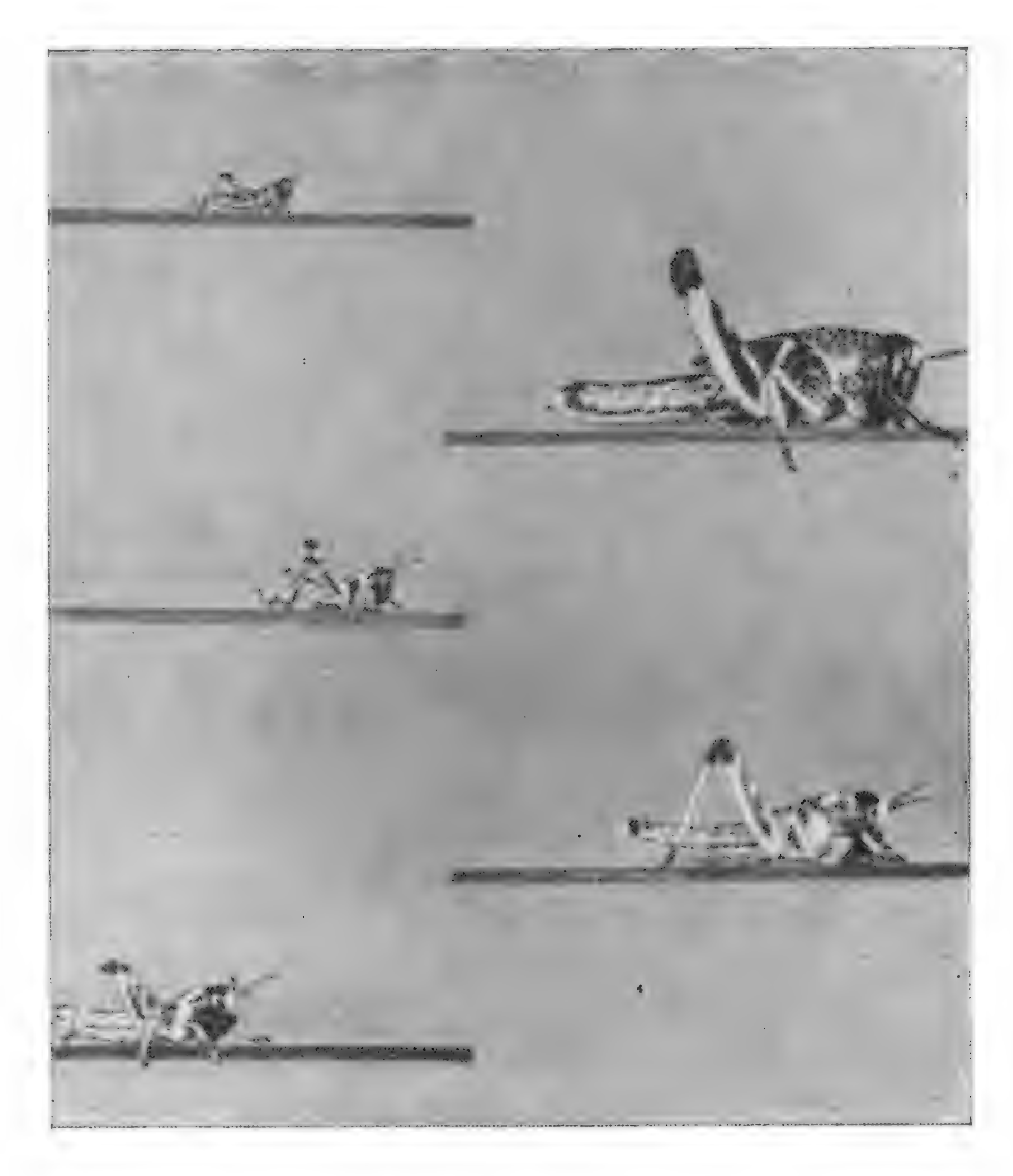


Пустынная саранча; взрослое насекомое, достигшее полного развития.

Тучи этой саранчи, опустошающие все на своем пути, время от времени появляются в Северной Африке и на Ближнем Востоке.

дотворению; кроме того, возрастает смертность в предимагинальной стадии. Зато влияние самих насекомых на среду незначительно — зерновок разводят на фасоли, а она загрязняется меньше, чем мука.

Присутствие живых личинок в субстрате сокращает плодовитость плодовой мушки *(Drosophila melanogaster)*, и яйца часто откладываются не в питательную среду, а на стенки сосуда, в котором эта мушка разводится. При оби-



Пустынная саранча; стадная фаза.

Личинки пяти возрастов — насекомые с недоразвитыми, недействующими крыльями. В одиночной фазе общая окраска бледно-зеленая с небольшим числом черных пятен.

лии взрослых личинок снижается и выживаемость яиц: личинки выбрасывают их прочь, и они засыхают. Плодовитость взрослых особей достигает максимума в том случае, когда плотность личинок занимает среднее положение между тем уровнем, который обеспечивает наибольший выход взрослых насекомых, и тем, при котором развиваются самые крупные взрослые особи (Чанг и Ходсон, 1950).

У комара *Culex pipiens autogenicus* (Ульман, 1941) как в истощенных, так и в перенаселенных культурах наб-

людаются одни и те же явления — задержка откладки яиц и уменьшение их числа. При перенаселении популяция сохраняется благодаря высокой смертности главным образом молодых личинок; таким образом, даже при неизменной численности популяции имаго возможны значительные колебания численности личинок.

ЕЩЕ ОБ ЭФФЕКТЕ ГРУППЫ

Как мы уже видели, термин «эффект группы» (Грассе и Шовен) приложим к последствиям воздействия низкой плотности популяции на составляющих ее особей. Обычно результатом бывает ускоренное по сравнению с изолированной особью развитие. Очень часто эффект группы сказывается даже в том случае, когда на ограниченном пространстве находятся всего две особи. Более того, этот «критерий двух особей» — один из лучших тестов для выявления эффекта группы. Если эффект не возникает при объединении двух особей, нечего надеяться достичь его и путем увеличения плотности. Следует помнить об отличии эффекта группы от эффекта массы, вызываемого перенаселенностью и носящего скорее патологический характер. И тем не менее очевидно, что ступеней перехода от одного типа эффекта к другому немало.

Высшего предела эффект группы достигает *в явлении фаз,* открытом в 1921 году Уваровым у саранчовых. Ученый словно оробел перед лицом своего открытия и не смог во всей полноте охватить его масштабы. Он наблюдал, как медлительные зеленые личинки одиночных *Locusta danica* превращаются в очень активных насекомых пестрой, черно-коричневой окраски; именно объединение в группы приводит к такому, в какой-то мере обратимому превращению фаз, и стадная форма *L. danica* не отличается от *L. migratoria,* вида, который до Уварова считали совсем несхожим с *L. danica.* Явление фаз было открыто у всех видов саранчи, совершающей дальние перелеты. Для тех же, что мигрируют лишь на небольшие расстояния (например, для *Zonocerus*) и не образуют чудовищных стай, характерен лишь обычный эффект группы. Не исключено, однако, что при более глубоком исследовании и у них можно было бы найти все переходные типы. Позднее Матэ (1945) обнаруживает фазы у бабочек *Laphygma exempta* и *Spodoptera abyssinia*; Хоулд (1953) — у новозеландской совки *Perse-*

tania ervingi; Гудвин (1953) — у совки *Plusia gamma;* Лонг (1953) — у самых разных совок и даже у большого павлиньего глаза; Утида (1956) — у зерновки *Callosobruchus maculatus.* И развитие крыльев у сеноедов в группах разной численности, правда в слишком кратком описании Бадоннеля (1948), также очень похоже на фазовый феномен. Такая распространенность фаз позволяет нам на законном основании предположить, что эти явления носят довольно общий характер.

Хотя в конечном счете в каждом из перечисленных примеров можно видеть лишь частные случаи эффекта группы, они все же различаются.

К эффекту группы относятся все те случаи, когда под влиянием группы изменяется лишь скорость роста (часто в значительных размерах).

К явлениям фаз относятся все те случаи, когда под влиянием группы изменяется не только темп роста, но и морфология, окраска, различные характеристики поведения, например активность.

Разумеется, указанные признаки искусственны; я ведь не раз отмечал, что существует множество явлений переходного характера, уже открытых или предполагаемых.

ЯВЛЕНИЯ ФАЗ У ПЕРЕЛЕТНОЙ САРАНЧИ

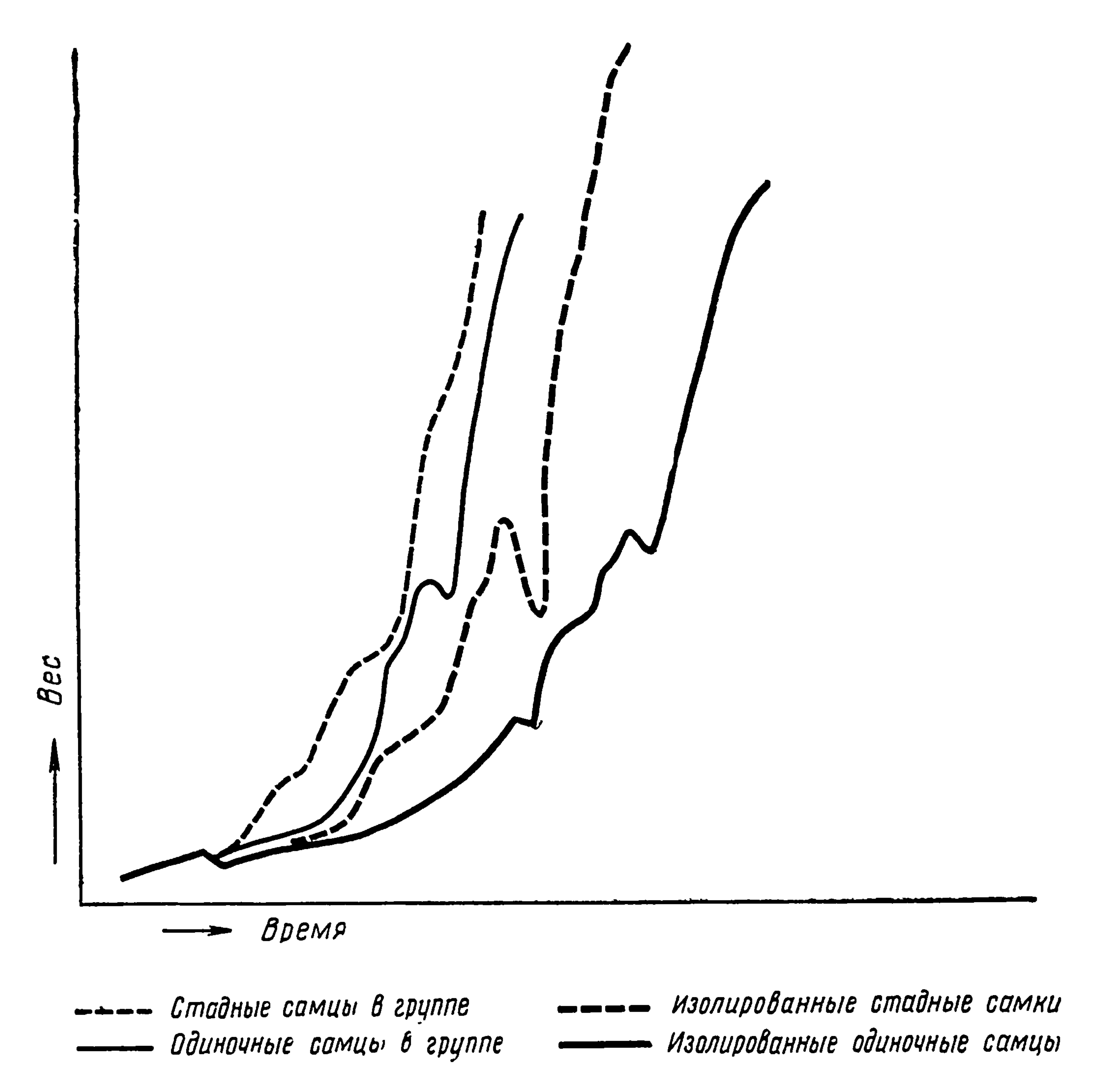
Пожирающие все на своем пути тучи саранчи состоят из крупных, длиной и толщиной с указательный палец, насекомых, принадлежащих к родам *Schistocerca, Locusta, Nomadacris.*

У *Locusta* и *Schistocerca,* исследованных с особой тщательностью из-за многочисленных и теперь уже хорошо известных в химическом отношении изменений пигмента, личинки-«отшельники» (выращенные в полной изоляции) окрашены в зеленый цвет, в то время как стадные отличаются разнообразием окраски: черные, желтые, красные. У взрослых особей различия в окраске менее выражены, но у половозрелых самцов, большей частью у *Schistocerca,* появляется лимонно-желтая окраска. Зато сильно изменяются пропорции тела, или *морфометрические отношения,* особенно длина задних ног, длина крыльев и форма переднеспинки. *Активность* у разных фаз различная: стадная фаза беспокойна (по Элли). Явление фаз затрагивает развитие и *размножение.* У одиночных *Locusta* появляется

Личинка пустынной саранчи; стадная фаза.

диапауза, менее выраженная у одиночных *Schistocerca* Но всего важнее то, что у одиночных особей в отличие от стадных больше яйцевых трубочек; по наблюдениям Альбрехта, скученное воспитание в нарастающем темпе сокращает число яйцевых трубочек. Это проясняет механизм возникновения и исчезновения туч саранчи. Я высказал некоторые сомнения (1956) по поводу характера процесса размножения в тех зонах, где одиночные формы, хотя и сильно разреженные, существуют постоянно. По своим размерам эти зоны составляют лишь очень небольшую часть поражаемых площадей, не являющихся постоянным местообитанием стадных форм саранчи. Некоторые авторы чрезвычайно самонадеянно пытались объяснить все с помощью нескольких простых законов, выведенных из геометрических прогрессий. Однако не следует забывать о других немигрирующих видах саранчи, которые вместе с *Schistocerca* и *Locusta* постоянно встречаются в районах формирования стай, так же, как они, благоприятно реагируют на улучшение климатических условий и при этом все же не производят легионами личинок, как делают это мигрирующие виды. Альбрехт (1957) находит, что одиночки с их многочисленными яйцевыми трубочками и высокой продуктивностью напоминают находящийся под давлением котел, из которого пар так и рвется наружу: как только внешние условия позволяют, клапаны открываются, и сразу же достигается предельный уровень воспроизводства вида. Возникновение скопления особей приводит к изменению пигментации и фазы. Но чем выше степень стадности насекомых, тем ниже их плодовитость, так как она зависит от числа яйцевых трубочек в яичниках. Это, если учесть еще и деятельность паразитов, вполне удовлетворительно объясняет исчезновение стадных форм из областей, куда они вторгаются и где, как мы видели, им не удается удержаться. Трудно переоценить значение трудов Альбрехта; они привели нас к тому, что в вопросе о плодовитости каждой из двух фаз мы теперь стоим на *позициях, прямо противоположных* тем, какие занимали саранчеведы всего лишь несколько лет назад. Я уже отмечал (1941), что одиночное насекомое развивается медленнее, чем стадное. Альбрехт дополняет: одиночные и даже молодые стадные личинки, происходящие от родителей, находившихся в группе невысокой плотности, *меньше весят* при рождении, проявляют тенденцию к добавочной линьке и обладают био-

метрическими признаками одиночной формы, и все это несмотря на то, что их самих выращивают в группе. Таким образом, становится возможным различать «конгреганта» (личинку, переходящую от одиночной фазы к стадной) и «диссоцианта» (личинку, развивающуюся в обратном направлении). Это и есть те отличительные признаки, поиски которых безуспешно велись с тех пор, как Уваров открыл



Влияние объединения в группы на прирост веса у пустынной саранчи.

В группе самцы одиночной или стадной фазы прибавляют в весе быстрее, чем изолированные стадные самки или изолированные одиночные самцы (по Шовену, 1941).

фазы. Влияние наследственности сказывается и на пигментации — я заметил, что даже при самой строгой изоляции невозможно получить высокий процент зеленых одиночных *Schistocerca*, если родители принадлежали к типично стадной фазе: необходимо, чтобы изоляция сохранялась хотя бы на протяжении двух поколений.

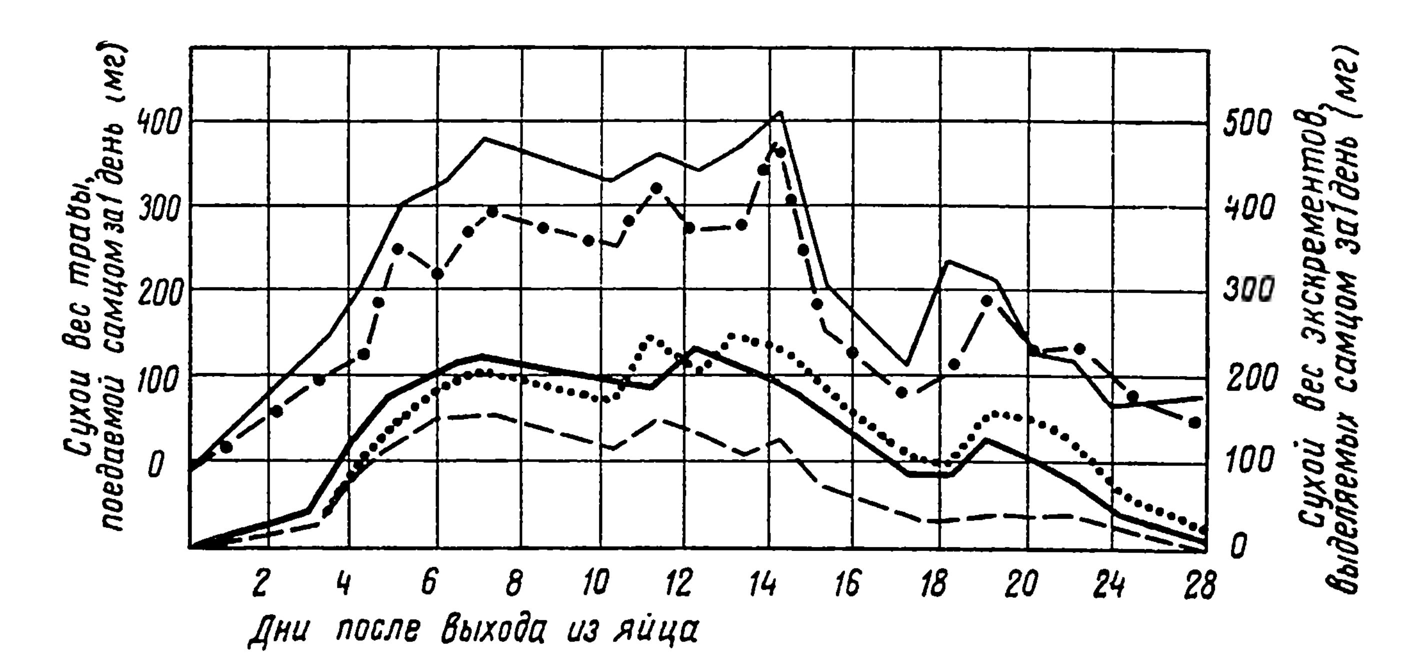
Конечно, скопление в природе предполагает наличие *взаимного притяжения,* которое не так-то легко выявить; я напрасно старался сделать это. Но Эллис и Пирс (1962) добились успеха, помещая с личинками *Schistocerca* (4-го возраста) их живых сородичей или — как заменитель живых особей — скатанные из бумаги трубочки соответствующего размера. Исследователи учитывали число приближавшихся друг к другу насекомых, время, проведенное у заменителей, и типы реакций. У одиночных и стадных личинок наблюдается известное число сходных реакций: например, процент случаев выбора живого сородича и бумажной приманки или время, проведенное возле одного и другой. Но стадные насекомые чаще и скорее приближаются к сородичу и больше времени проводят рядом с ним. Что же касается *причин* превращения одной фазы в другую, то в основе их лежат восприятия органов чувств. Еще в 1941 году я показал, что молодые личинки пустынной саранчи, изолированные в стеклянной пробирке, находящейся среди группы стадных насекомых, приобретают стадную окраску; в темноте этого не происходит. Зато несколько молодых одиночных особей, сгруппированных в полной темноте, вырастают стадными, а это говорит о том, что зрительные стимулы могут быть заменены какими-то иными. Быть может, осязательными? Но после работ Норриса (1954), а главное — Лохэра (1962), о которых мы будем сейчас говорить, представляется весьма вероятным, что сюда придется включить и химические стимулы, точнее, по терминологии Детьера, *контактную хеморецепцию.* Это означает, что стимулы, чтобы быть действенными, должны находиться в непосредственной близости к органам чувств другого насекомого-сородича. Особый запах саранчи, хорошо известный всем специалистам, не играет в данном случае роли возбудителя, ответственного за фазовые превращения. И действительно, одиночные фазы можно получить в небольших садках, поставленных рядом в термостат, хотя термостат и наполнен запахом саранчи.

Благодаря работам Жоли стало ясно, что особые эндокринные железы насекомых, так называемые прилежащие тела, расположенные позади мозга, участвуют в переходе особи в стадную фазу. Пересадка нескольких пар этих органов стадной особи вызывает изменение развития в сторону одиночной фазы. Быть может, стимулы, исходящие от сородичей, блокируют секрецию прилежащих тел у стад-

ных форм. С другой стороны, в крови стадных особей содержится какой-то возбудитель, относящийся, вероятно, к группе стероидов; его инъекция может вызвать появление стадной окраски у одиночной фазы. Следовательно, существует, по-видимому, два антагонистических гормона, что, впрочем, свойственно вообще всем организмам. Никерсон (1953) полагает, что один из этих двух гормонов (стероид) влияет главным образом на рисунок, а другой («одиночный» гормон) воздействует, очевидно, на окраску фона.

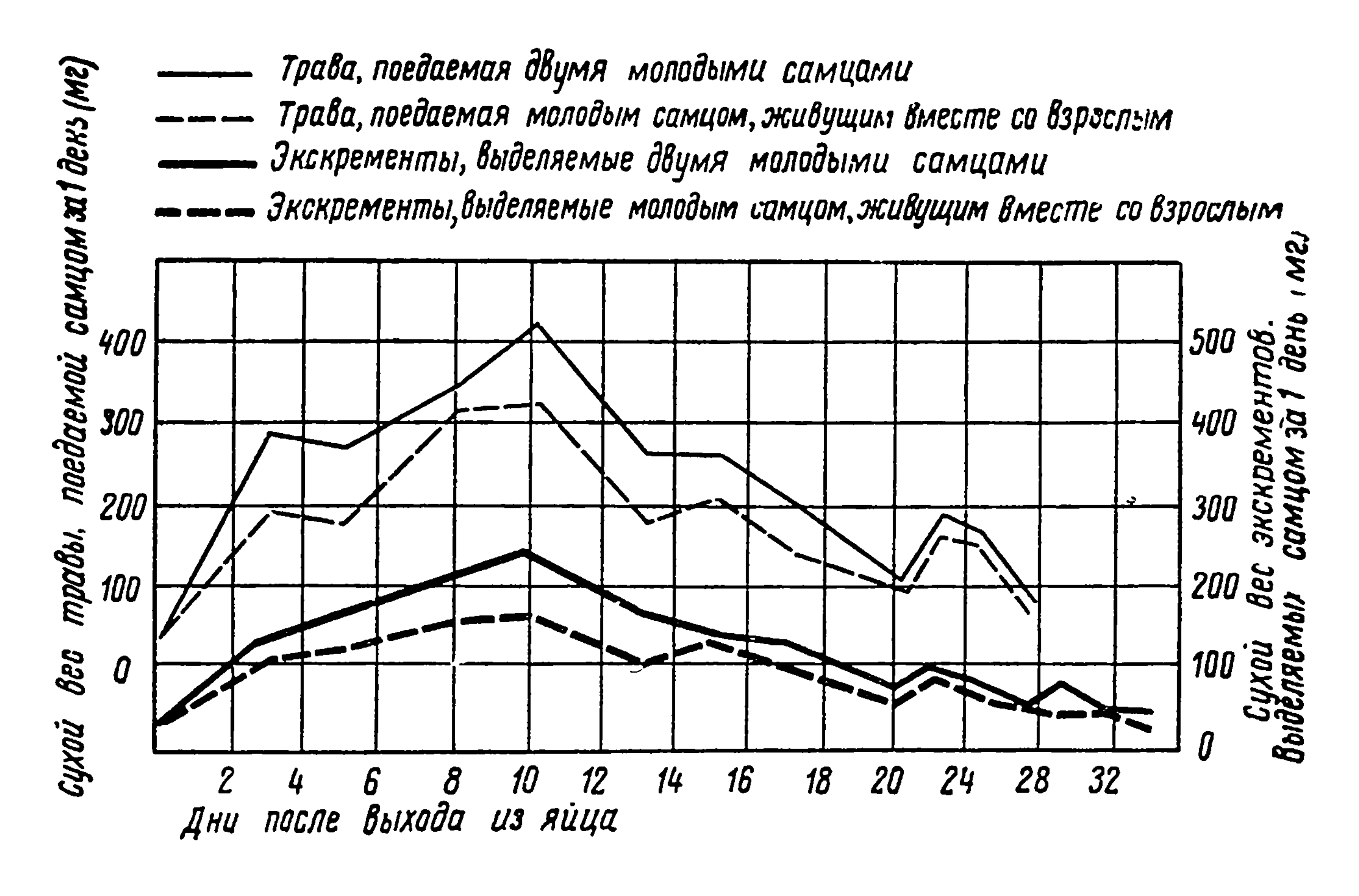
Акридология — наука, добившаяся за последнее время успехов, каких нельзя было себе и вообразить в те (такие далекие!) годы, когда я писал диссертацию о саранче. И достигнуты эти успехи в основном благодаря трудам группы ученых, понявших значение акридологии и занимавшихся ею на протяжении ряда лет. Но один вопрос был особенно загадочным: изменения стадного типа, которым подвержены *взрослые* насекомые; эти изменения касались окраски (примером может служить лимонно-желтая окраска самца стадной саранчи) и других физиологических признаков. У мигрирующей пустынной саранчи наступление половой зрелости самцов, визуальным признаком которого служит пресловутая желтая окраска, ускоряется, если насекомых поместить в группу с другими особями того же возраста или старше; если же их объединить с более молодыми самцами или самками, подобного эффекта не наблюдается. Чтобы вызвать этот феномен, достаточно поместить вместе двух самцов в пространстве объемом в 9000 кубических сантиметров. Сначала сгруппированные самцы больше едят, чем изолированные, и больше выделяют экскрементов, но после двух-трех недель совместного пребывания они начинают есть медленнее и, естественно, съедают меньше, чем изолированные.

Группировка оказывает довольно сложное влияние на активность самцов пустынной саранчи; сгруппированные особи активнее изолированных, но большая часть их сверхнормальной активности выражается не в простом перемещении, а в движениях, вызванных контактами с сородичами. Изолированные самцы меньше ходят, но больше прыгают. По мере созревания активность саранчи возрастает, причем у изолированных быстрее. Кроме того, у изолированных и сгруппированных по двое молодых самцов активность почти одинакова. Но если поместить в одну группу молодого самца и старого, молодой сейчас же становит-



Эффект группы у саранчи может быть выявлен уже в группе из двух особей.

Выращиваемые по два самца поедают больше корма и выделяют больше экскрементов, чем изолированные (по Эллису).



Совместно выращиваемые молодые самцы больше едят и больше выделяют экскрементов, чем молодые самцы, выращиваемые в группе с самцами зрелого возраста (по Эллису).

ся более активным, нежели изолированный контрольный самец, и меньше ест. Но что, пожалуй, самое интересное и чего всего несколько лет назад никто не подозревал, так это то, что *молодые самцы* оказывают тормозящее воздействие не только на активность, но и на созревание друг друга.

Во всех этих явлениях замешан феромон (Лохэр, 1960), который можно сравнить с феромоном пчел. Здесь нам придется сделать небольшое отступление и поговорить о пчелах, чтобы лучше разобраться в работах Лохэра.

История пчелиной матки

Редко я бывал так поражен, как в тот день, когда сотрудница моей лаборатории мадемуазель Пэн открыла, что труп пчелиной матки, годами хранившийся в картонке с коллекцией, все еще не безразличен для пчел. Мертвая матка неодолимо привлекает их, они лижут ее, и при этом их яичники атрофируются, а строительство маточников, если оно было начато, прекращается. Спиртовая вытяжка из тела матки дает абсолютно тот же эффект, что и присутствие живой матки, — это говорит о чисто химическом характере воздействия. Группе активных веществ, выделенных из тела матки, дали название феромонов (от греческого φέρω — несу), так как речь идет о гормонах, которые выделяются на поверхность тела матки и воспринимаются рабочими пчелами.

Возвращаясь к саранче

Подобное явление наблюдал Лохэр. В качестве теста он избрал развитие желтой окраски у молодых самцов при контакте с другими молодыми самцами, но не с какими-нибудь, а с уже окрашенными в желтый цвет. Стимулирующие этот процесс вещества легко извлекаются из тела желтых самцов с помощью растворителей жиров. Достаточно подложить молодому самцу кусочек бумаги, смоченный в жировой вытяжке из тела желтого самца, и произойдет изменение окраски. Но бумага должна лежать очень близко от насекомого или даже прикасаться к нему: на расстоянии она нисколько не привлекает самца. Проводни-

Начало последней линьки у пустынной саранчи.

Грудь вот-вот лопнет по среднедорсальной линии, и из разрыва выйдет взрослое насекомое.

Саранча только что закончила последнюю линьку.

Увеличенный снимок головы перелетной саранчи.

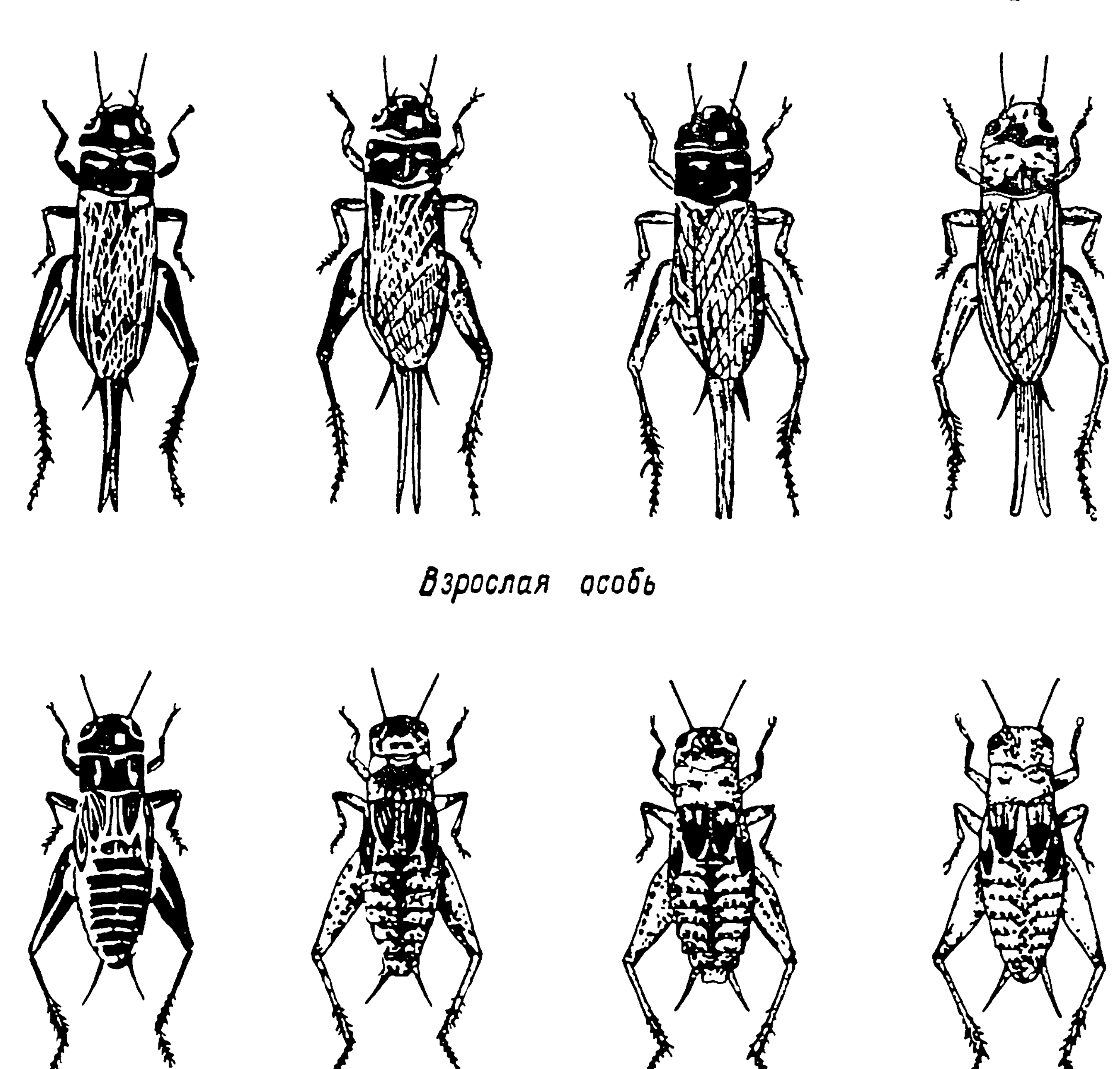
Хорошо видно ее массивное ротовое устройство, с помощью которого она быстро пожирает растительность. Способность к массовому размножению делает эту саранчу грозным врагом сельского хозяйства.

ками этой особой чувствительности являются усики. Норрис утверждал, что при отсечении усиков травматический эффект ускоряет развитие желтой пигментации; но это как будто противоречит тому, что было сказано об их роли. С другой стороны, я часто отрезал усики у молодых сгруппированных самцов и установил, что эта операция оказывает обратное действие: сильно задерживает появление желтой окраски или даже полностью подавляет ее. Цветовой эффект группы наблюдается также и у других членистоногих с длинными усиками, например у кузнечиков; он был давно отмечен учеными у *Barbitistes* и *Orphania* и обнаружен Вердье у *Ephippigerus*. Все это позволяет предположить, что он распространен у кузнечиков значительно шире, чем думали. Полагают, что он проявляется даже у палочников (Ки, 1957). В Австралии палочники *Podacanthus wilkinsoni* и *Didymaria violaceus* приносят большой вред сельскохозяйственным культурам. В вспышках массового размножения этого вредителя биолог всегда должен подозревать проявление эффекта группы. И действительно, в условиях изоляции палочники бывают зелеными, а в группе — черными и желтыми. Однако у них нет сопутствующих различий в активности или миграциях. По-видимому, здесь играют роль в основном зрительные возбудители. Во всяком случае, палочники, разделенные простой металлической перегородкой, вновь обретают прежнюю пигментацию одиночек.

Тот же Ки в одной наделавшей немало шуму работе подчеркнул все несовершенства и туманные места теории фаз и категорически или почти категорически заявил, что она бесполезна для полевых акридологов, которые стремятся проникнуть в тайну передвижений саранчи и бороться с ними. Уже упоминавшийся мной извечный, полный яда спор между полевыми и лабораторными экологами! Так ли уж необходимо всегда одинаково решать его? Конечно, теория фаз не дает ответа на *все* проблемы акридологии, но кто же на это претендует? Зато она поможет нам понять в биологии саранчи нечто очень важное, что *никогда не открывалось полевым биологам*. Много ли остается еще проблем, по своей значимости не уступающих теории фаз или даже превосходящих ее? Конечно! Ну и что ж? Пусть акридологи находят и изучают их. А вот сделать это более или менее тщательно они смогут только в лаборатории...

ЭФФЕКТ ГРУППЫ У СВЕРЧКОВ

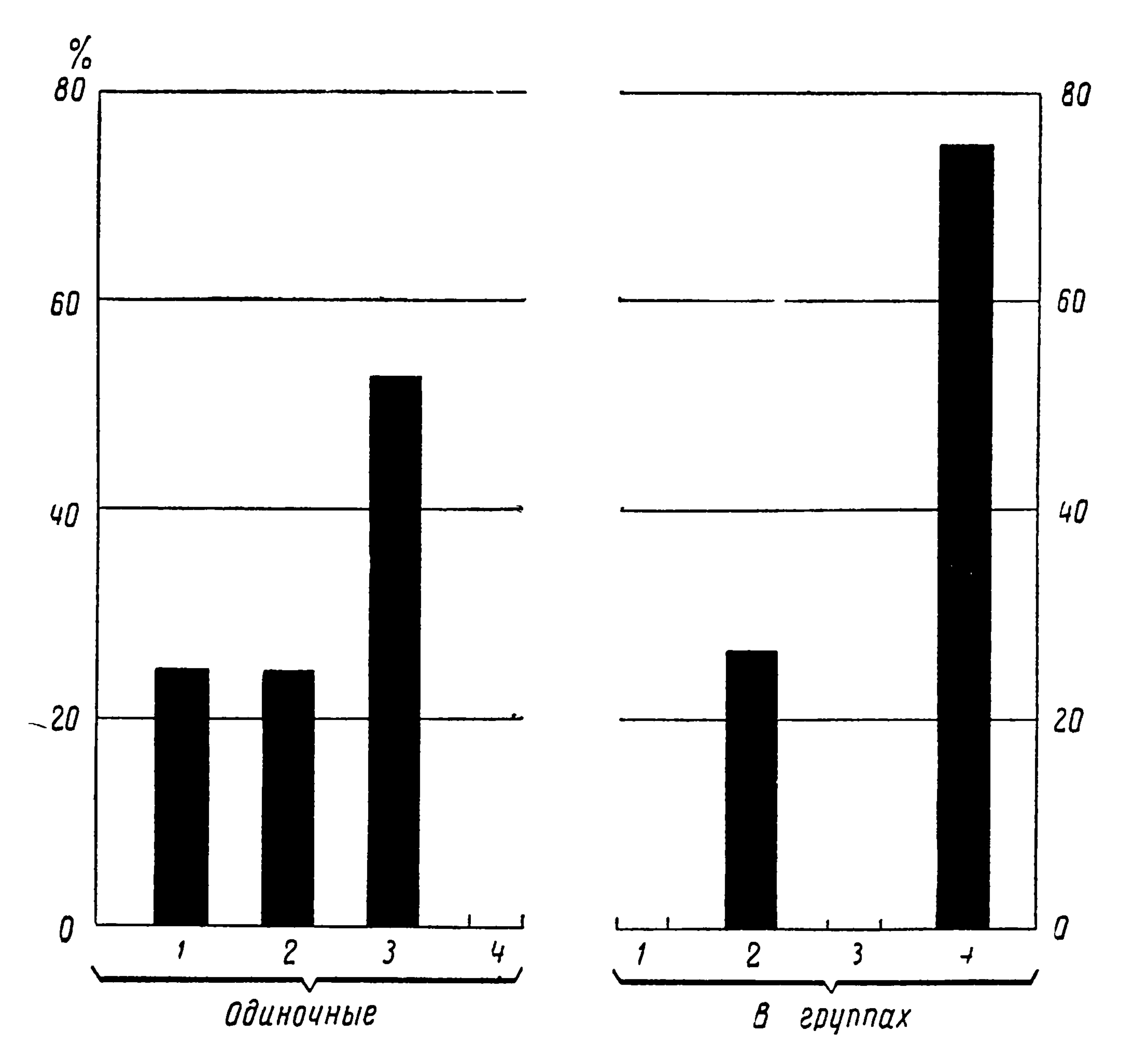
Во время опытов, длившихся четырнадцать лет, мне удалось выявить чрезвычайно своеобразный эффект группы у домового сверчка. Если сгруппировать в пробирке по



Пигментация взрослых особей и личинок *Gryllus bimaculatus* (по Фюзо-Брэшу).

две-три молодые личинки, появившиеся на свет в один день, четких различий между ними и изолированными личинками не найдешь. Но случайно одно наблюдение показало мне, что только личинки, родившиеся от немолодых самок (от таких, которых месяц после их последней линьки продержали при температуре 30°), дают потомство, чувст-

вительное к группированию. Ничего подобного не отмечают у особей, происходящих от молодых родителей; неопределенные результаты получены при изучении потомства родителей среднего возраста. Значение имеет только *старение самок:* молодые самки, спаренные со старыми самцами, дают потомство, нечувствительное к группированию,



Влияние группирования на окраску *Prodenia litura*.

При изолированном выращивании около 24% особей окрашены в бледный зеленовато-желтый цвет (*1*), 24% — в бледно-серый (*2*) и 52% — в красновато-серый (*3*); черных нет вовсе. В группах около 25% бледно-серых (*2*), 75% черных (*4*) и совсем нет ни бледно-желтых с зеленоватым оттенком, ни красновато-серых.

тогда как потомство старых самок, спаренных с молодыми самцами, подвержено влиянию группирования. Стимуляция этого явления (более быстрый прирост веса, чем у изолированных личинок) у молодых личинок происходит через церки и антенны. Удаление этих органов приводит к тому, что сгруппированные личинки перестают отличаться от изолированных.

В 1960 году Фюзо-Брэшу посчастливилось открыть еще один групповой эффект у сверчка *Gryllus bimaculatus*. Для этого сверчка характерно несколько типов окраски, обусловленных черными и коричневыми пигментами. Окраска сверчков, объединенных хотя бы по два, становится светлее, чем у изолированных. Это, как справедливо замечает Фюзо-Брэш, довольно необычно. В тех весьма многочисленных случаях, когда эффект группы проявляется в изменении окраски, сгруппированные особи всегда бывают темными, а изолированные — светлыми. Изменение окраски вызывается изменением в соотношении двух пигментов — черного и коричневого. Соотношение это весьма изменчиво, так как связано с изменчивостью генотипа. Можно даже селекционировать линии сверчков с постоянной темной или светлой окраской, но такой генетический контроль пигментации, как говорят, «полифакториален», то есть зависит от многих генетических факторов.

По мнению Левитта, в посветлении окраски участвуют главным образом осязательные стимулы и в меньшей степени зрительные, обонятельные и вибрационные. Например, светлую окраску можно в какой-то мере вызвать, выращивая сверчка изолированным в садке, составленном из трех зеркал (с саранчой этот опыт не удается). Отсечение антенн вызывает у сгруппированных особей характерное для одиночек потемнение. С другой стороны, стимулы, способствующие проявлению эффекта группы, не носят узковидового характера: можно получить эффект, объединяя *G. bimaculatus* с *G. compestris,* но не с *G. posticus.*

ОСОБЫЙ СЛУЧАЙ — ТАРАКАНЫ

Рост изолированных личинок прусака идет лишь ненамного быстрее, чем у личинок, сгруппированных по 2, 3 и 10 в пробирках объемом 35 кубических сантиметров. В группах же по пять личинок рост явно ускоряется по сравнению с ростом одиночек и личинки гораздо раньше проходят завершающую имагинальную линьку. При таком наиболее эффективном группировании на каждое насекомое приходится семь кубических сантиметров жизненного пространства. И действительно, у двух тараканов, помещенных в пробирку объемом не 35, как раньше, а 14 кубических сантиметров, отмечено явное ускорение роста по сравнению с ростом изолированных особей. Это

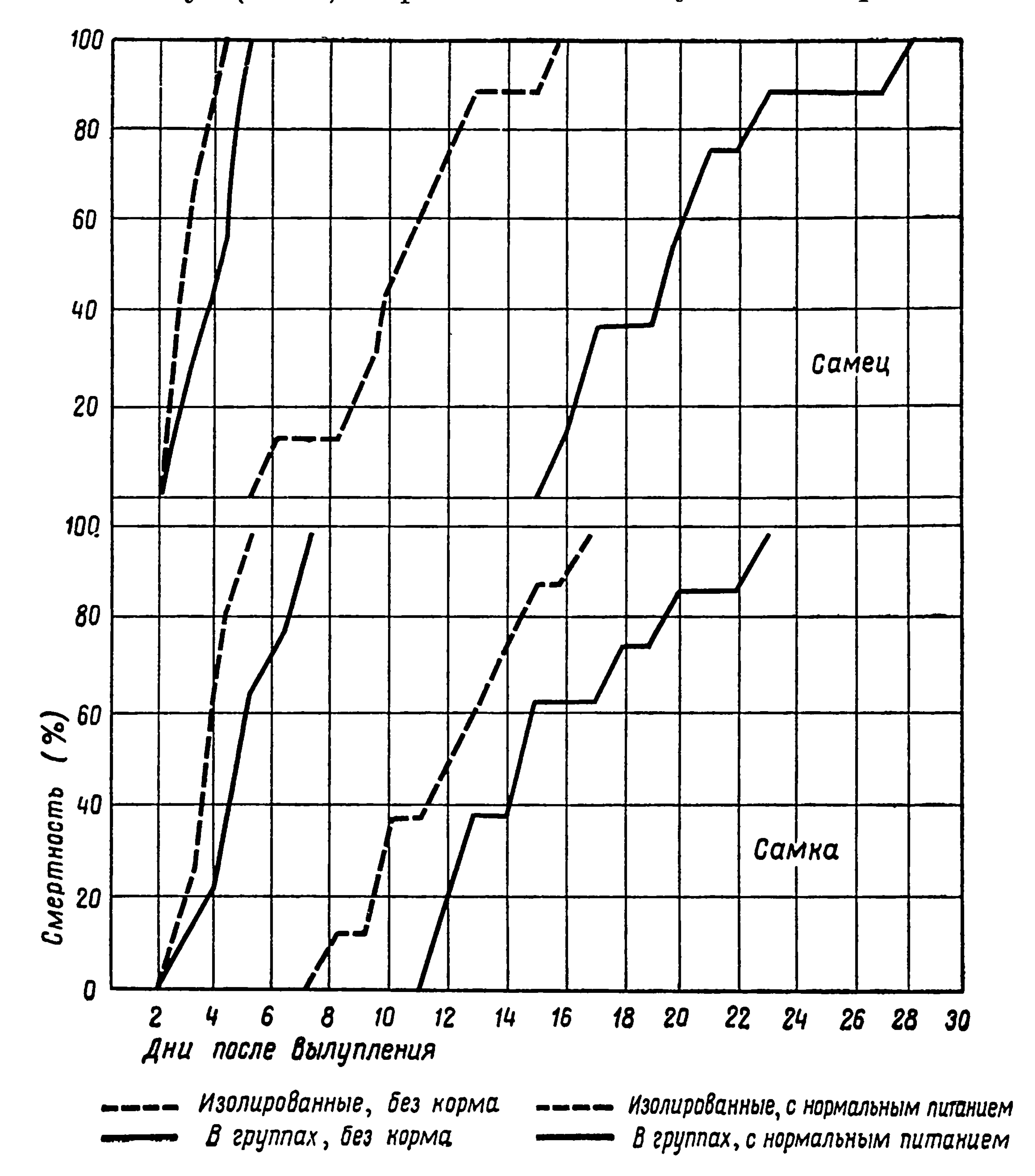
особое свойство оптимального пространства, столь ярко выраженное здесь, не связано с каким-либо определенным скоплением респираторных метаболитов, так как оно сохраняется и в проветриваемом помещении. С другой стороны, зрительные стимулы не играют у тараканов такой роли, как у кузнечиков: изолированные тараканы в стеклянных пробирках, окруженных многочисленной популяцией, не показывают никакого ускорения в росте. Зато отсечение антенн у тараканов, сгруппированных по 10, снижает скорость их роста до уровня, который наблюдается у одиночек. Следовательно, и тут эффект группы реализуется при помощи антенн.

Кое-какое значение имеет и «кондиционирование» корма. Если к рациону в различных пропорциях добавлять высушенные при 100° и измельченные в порошок экскременты тараканов, замечается явное ускорение роста, начинающееся тогда, когда добавка составляет 1% корма, и достигающее оптимума при добавке 5%. Вещество, ускоряющее рост, растворимо в эфире, теплоустойчиво, медленно изменяется под влиянием воздуха и света. Экскременты других тараканов, *Blabera* и *Periplaneta,* примешанные к корму личинок прусака, никак не влияют на рост. В нормальных условиях корм у сгруппированных насекомых более загрязнен экскрементами, чем у одиночек, и, казалось бы, рост их должен быть более быстрым, а происходит как раз обратное. Нет сомнения, что возбуждения через усики, подавляющие рост, намного действеннее ускоряющего влияния экскрементов.

ЭФФЕКТ ГРУППЫ У БАБОЧЕК

Эффект группы у бабочек настолько интенсивен, что его вполне можно сравнить с явлением фаз. Фор (1943) изучал их на южноафриканских «ратных червях», гусеницах бабочки *Laphygma exempta* (свое название они получили из-за того, что передвигаются длинными, безупречно построенными колоннами из многих тысяч особей). Изолированные *L.* (*exigua* и *exempta*) окрашены в зеленый или темно-коричневый цвет, но при выращивании в группах они облачаются в черный бархат. Добавим, что в этом случае изменение окраски сопровождается определенной миграционной активностью. В 1945 году Матэ нашел в гусеницах различных ночных бабочек, выращенных в груп-

пе, больше кислот — молочной и мочевой — и больше жиров, чем у одиночек. Но основные исследования принадлежат Лонгу (1953) — работа его о гусеницах различных

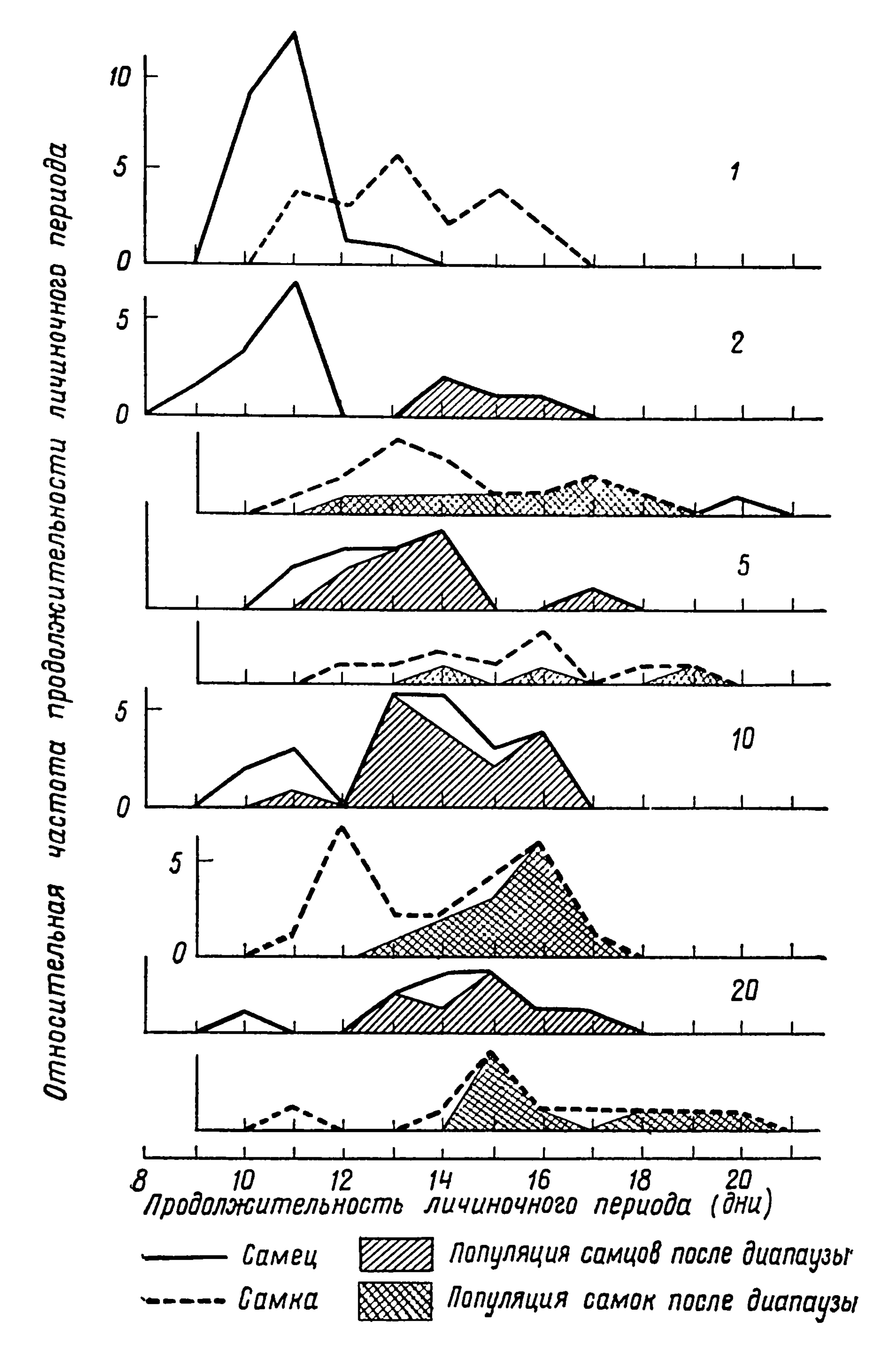


В группах самцы и самки *Leucania separata,* и получая корм и не получая его, живут дольше, чем изолированные (по Ивао, 1962).

бабочек, пожалуй, не менее значительна, чем труды Уварова о саранче.

Коллекционеры бабочек, нередко занимающиеся выкормкой гусениц, заметили, что в садках личинки всегда темнее, чем в природе. Это наблюдение навело Лонга на мысль о явлении фаз. Он работал с самыми обычными видами, такими, как совка *Plusia gamma,* малый ночной пав-

линий глаз, капустница. Все эти виды под влиянием группирования демонстрировали порой просто ошеломляющие изменения в окраске: личинки *Saturnia* в группе покрываются цветными бугорками и совершенно меняют фоновую окраску тела — невозможно поверить, что это те же гусеницы. Словом, они в корне отличаются, например, от одиночной гусеницы большого павлиньего глаза, кото-

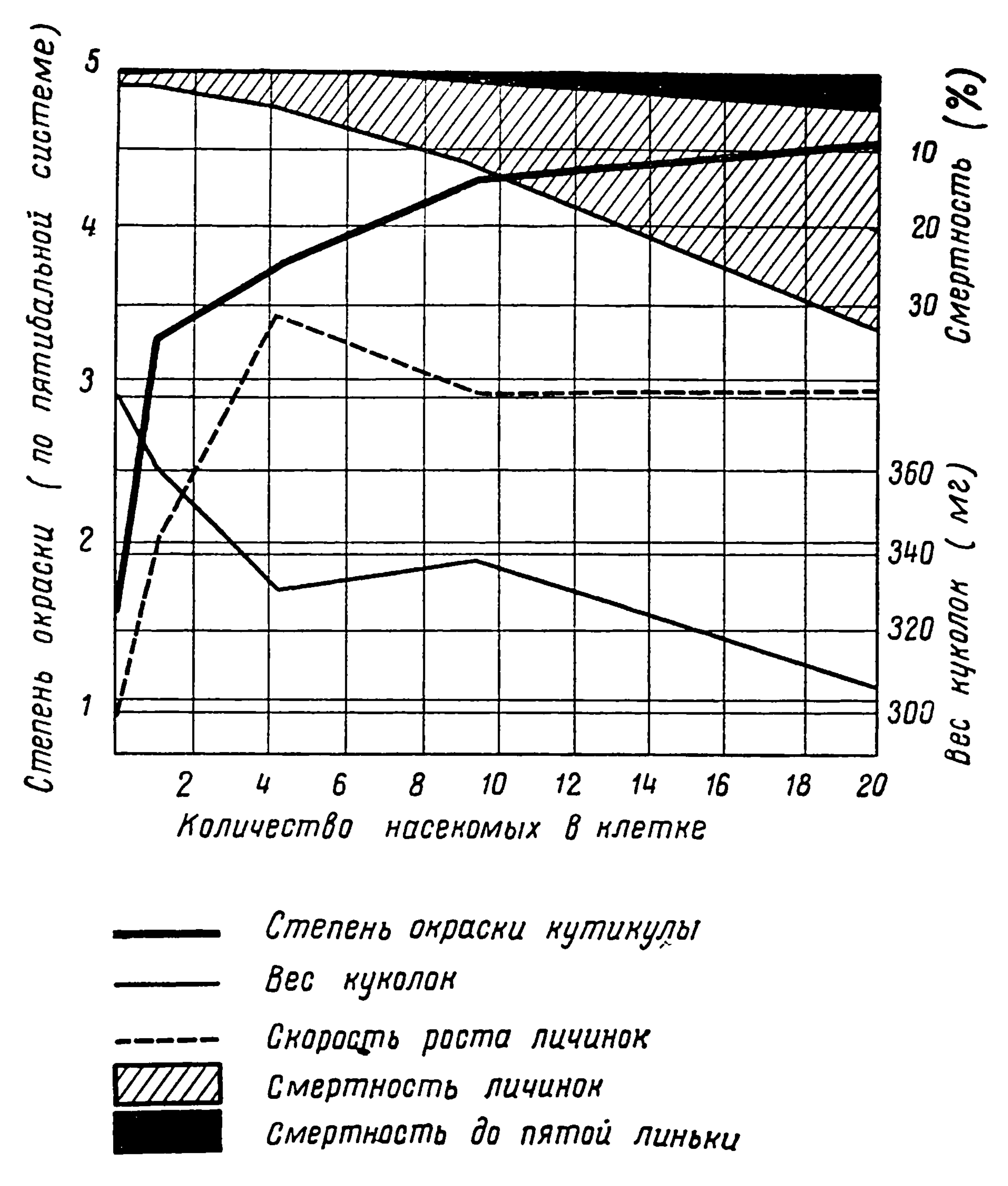


Влияние плотности размещения на продолжительность личиночного периода у *Navanga aenescens*.

Цифры справа (1, 2, 5, 10, 20) соответствуют числу особей в группе (по Ивао, 1962).

рая и без того уже выглядит довольно броско! Часто эффект группы возникает только в первом возрасте, но остается скрытым и проявляется лишь позднее.

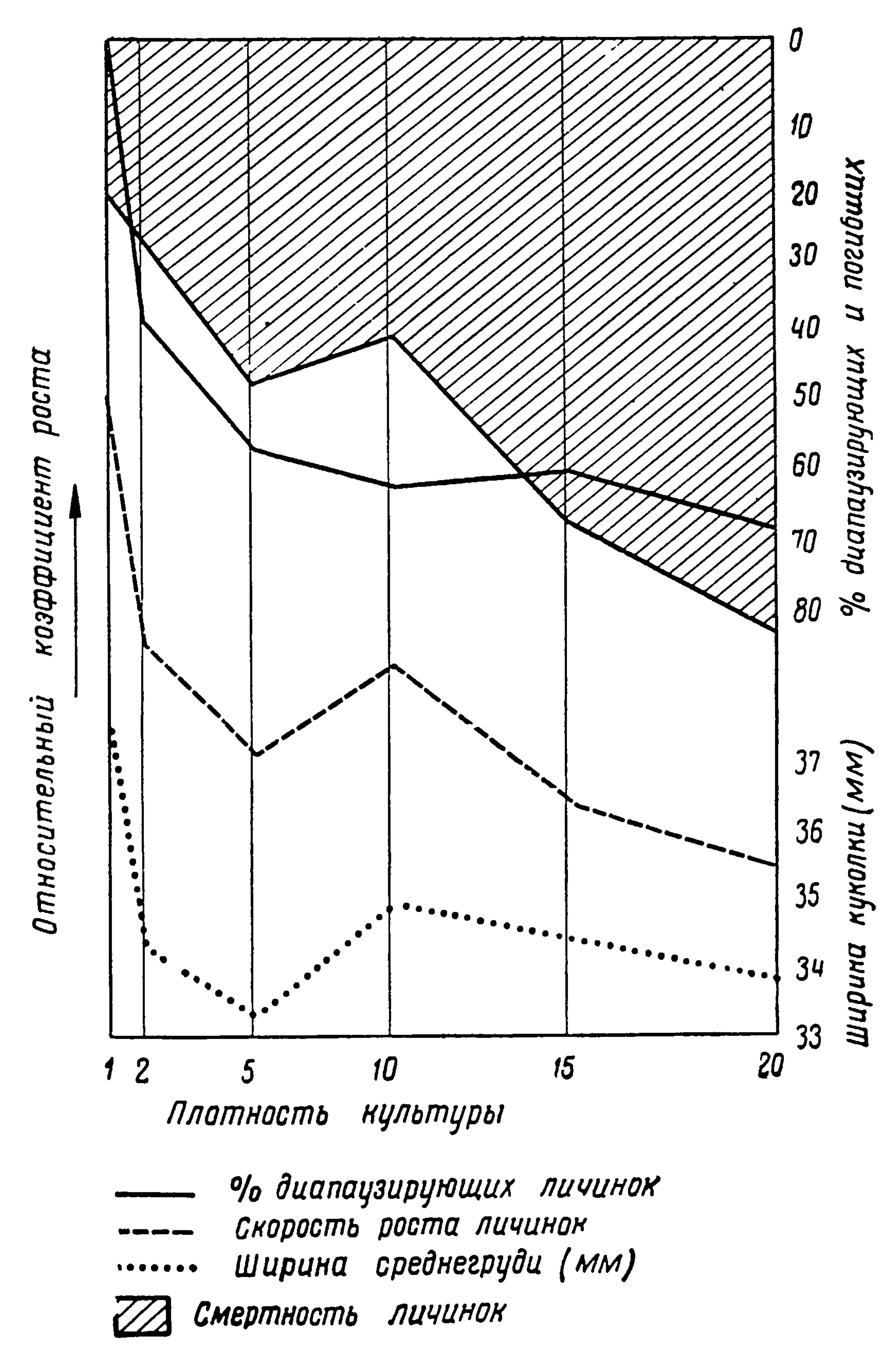
Группирование ускоряет развитие, уменьшает число линек, снижает смертность личинок. Сгруппированные



Изменения некоторых биологических признаков у гусеницы *Leucania separata* в зависимости от плотности их размещения.

особи содержат больше жиров и меньше воды, чем изолированные, они активнее, поедают больше корма. Зрение не играет никакой роли в этом явлении, в темноте характер изменений остается прежним; одиночная гусеница, выращенная в стеклянной пробирке, окруженной группой гусениц, остается одиночной, но окраска ее потемнеет, если, отняв у нее возможность видеть своих сородичей, позволить ей хоть в какой-то мере ощущать их запах и прикосновения (поместить ее в мешочек из кисеи).

Изучение фазовых феноменов у бабочек за последние годы сильно продвинулось благодаря трудам японских ученых. Они наблюдали те же изменения у многих «ратных червей» своей страны: гусеницы рода *Leucania*, выра-



Некоторые биологические последствия содержания *Navanga aenescens* в группе.

щенные в изоляции, на последних стадиях бывают желтыми, зелеными и красновато-коричневыми. Стоит сгруппировать их по 10—20 особей в садке, как они, подобно *Laphygma*, становятся бархатисто-черными. И так же, как у *Laphygma*, темные личинки активнее одиночных, больше

поедают корма, быстрее и ровнее развиваются. Самые разнообразные изменения, причиной которых является эффект группы, перечислены в работе Хирата (1953). Ивао и его сотрудники пошли дальше, показав, как группирование воздействует на диапаузу. В противоположность тому, что наблюдается у многих насекомых, искусственно укороченный световой день не вызывает диапаузы у одиночек, зато она наступает, если ввести в пробирку, где помещается гусеница, хотя бы одного ее сородича. В группе гусеницы немедленно проявляют определенную восприимчивость к продолжительности светового дня — как только он укорачивается, повышается процент насекомых, впадающих в диапаузу. Желтеет ли растение-хозяин, заражено ли оно экскрементами — на диапаузу это не влияет; не влияют на нее и вибрационные возбудители, к которым чувствительна изолированная гусеница. Все выглядит так, будто эффект группы вызывается зрительными, осязательными или химическими возбудителями, исходящими от сородичей.

Цагер (1961) первым отметил, что группирование гусениц влияет на морфологические или физиологические признаки *взрослых насекомых.* До тех пор это влияние считалось спорным или вовсе несуществующим; признано было более или менее установленным, что бабочки, развившиеся из сгруппированных гусениц, ничем не отличаются от тех, которые произошли от гусениц-одиночек. А между тем у взрослых бабочек *Prodenia litura,* полученных от сгруппированных гусениц, наблюдаются изменения в пропорциях тела: например, увеличивается тазобедренный коэффициент; кроме того, самки откладывают больше яиц.

ЭФФЕКТ ГРУППЫ У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

На протяжении многих лет эффект группы изучался в основном на *Tribolium* и *Tenebrio.* В 1956 году Утида выделил у фасолевой зерновки *Callosobruchus maculatus* две формы: одну, которая передвигается по земле, и другую, совершающую перелеты; оказывается, эти различия в поведении вызваны различиями в размерах групп в личиночной популяции. Летающая форма происходит от личинок, выращенных в плотно населенной популяции, она откла-

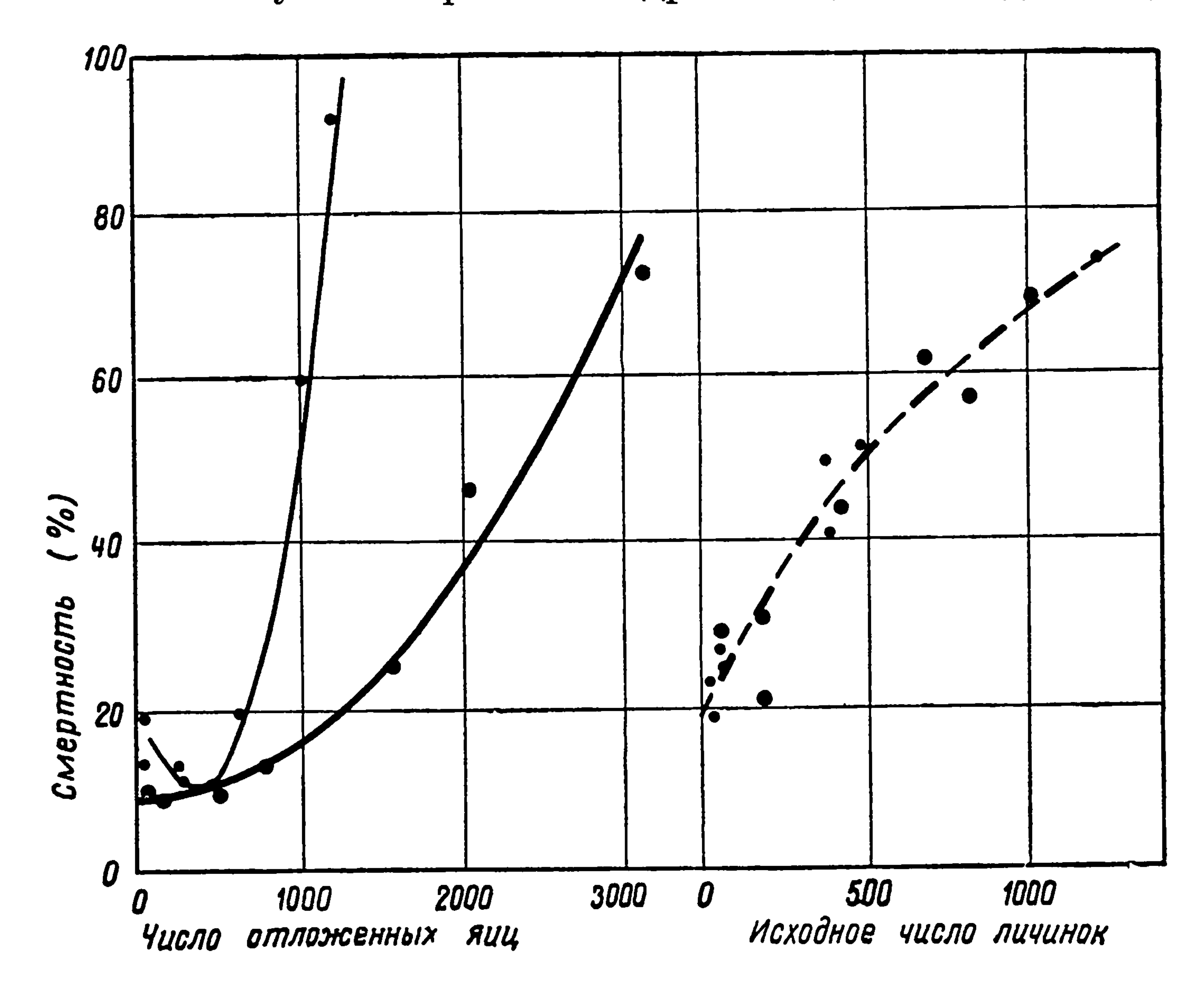
Взрослая особь *Tribolium castaneum*—объект многих исследований.

Увеличенный снимок жука-чернотелки (его личинку называют мучным червем).

Так как эти насекомые легко выращиваются в банках с мукой, их широко используют при исследовании движения популяций.

дывает много яиц и дольше выживает при низких температурах.

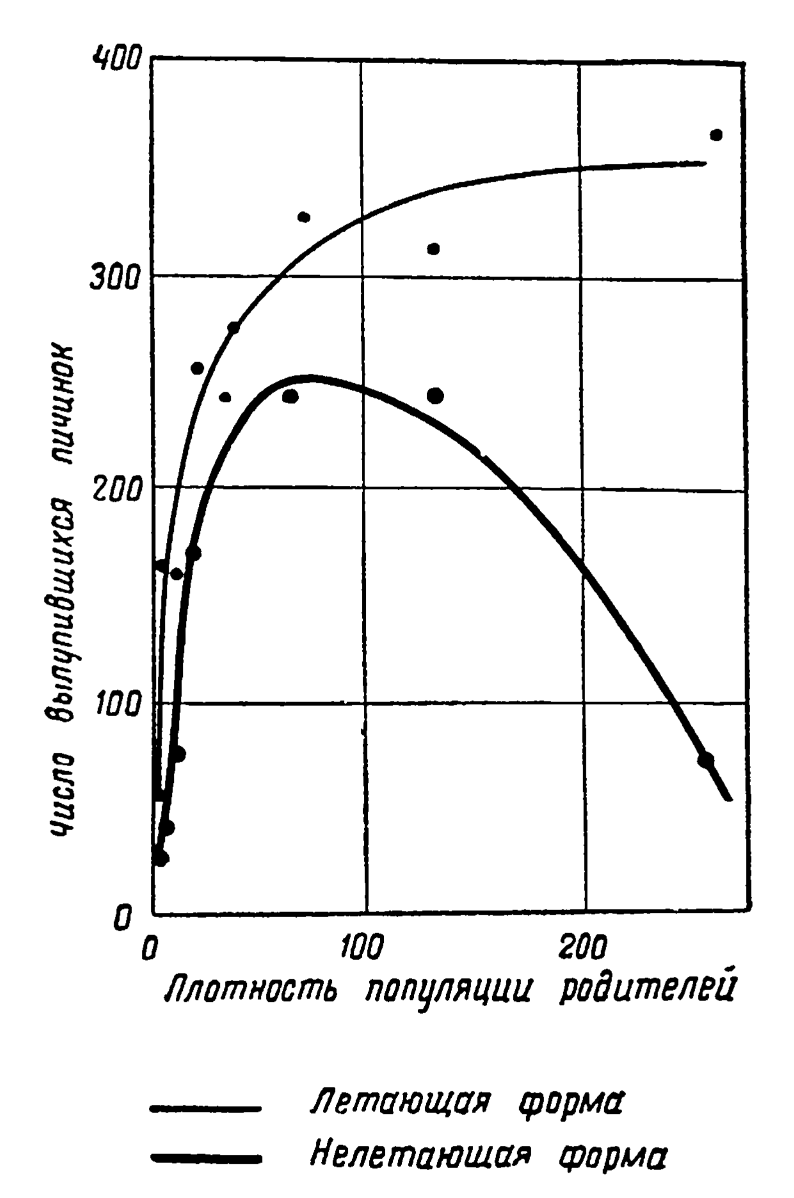
Жуки-притворяшки особо чувствительны к присутствию хотя бы одного-единственного сородича. Наименьшее количество муки с примесью дрожжей, необходимое для



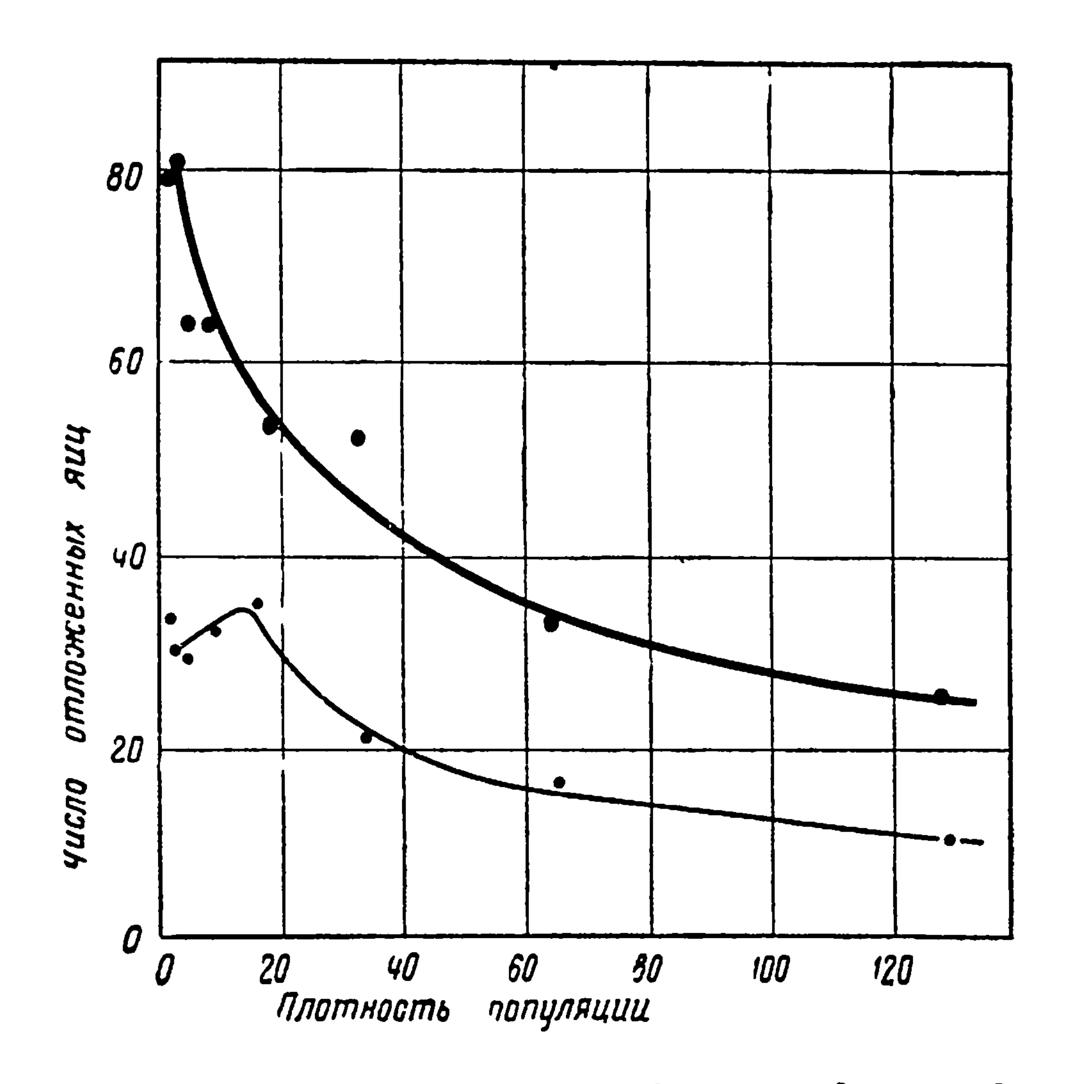
Первоначальное число яиц и личинок в группе оказывает заметное влияние на смертность *Callosobruchus chinensis*.

Тонкой линией показана летающая форма, толстой — нелетающая.

полного развития насекомого, составляет 30 миллиграммов, причем взрослые особи, как правило, миниатюрны; чтобы получить насекомых нормальной величины, количество муки нужно довести до 300 миллиграммов. Но так обстоит дело только с изолированными насекомыми; в группе из нескольких особей при том же количестве муки на каждую развитие запаздывает. Чтобы получить нормальных взрослых насекомых в группе из восьми личинок, нужно затратить до пяти граммов корма на особь. Это больше чем в десять раз превосходит норму, которая требуется одиночке. Эффект группы у притворяшек интересен тем, что он быстро переходит в эффект массы даже при относительно небольшой плотности группирования.



Эффект группы у *Callosobruchus chinensis* (по Утида, 1956).



Эффект группы у *Callosobruchus quadrimaculatus*.

Число отложенных яиц зависит от плотности популяции. Тонкой линией показана летающая форма, толстой — нелетающая (по Утида, 1956).

ЭФФЕКТ ГРУППЫ У ОБЩЕСТВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ

Хотя общественные насекомые — не тема нашей книги, нельзя не сказать о них несколько слов в связи с эффектом группы. Пчелы, муравьи и термиты не могут жить в изоляции, они погибают, не прожив и нескольких дней. И мы еще не составили определенного мнения об этом самом сильном по своему проявлению эффекте группы. Во всяком случае, можно считать почти достоверным, что у пчелы изоляция вызывает сильное возбуждение. По-видимому, насекомое при этом растрачивает все свои ресурсы, а потом уже не в состоянии их восстановить, даже если получает вдоволь корма и воды. Такая гипотеза предполагает, что группирование оказывает успокаивающее действие.

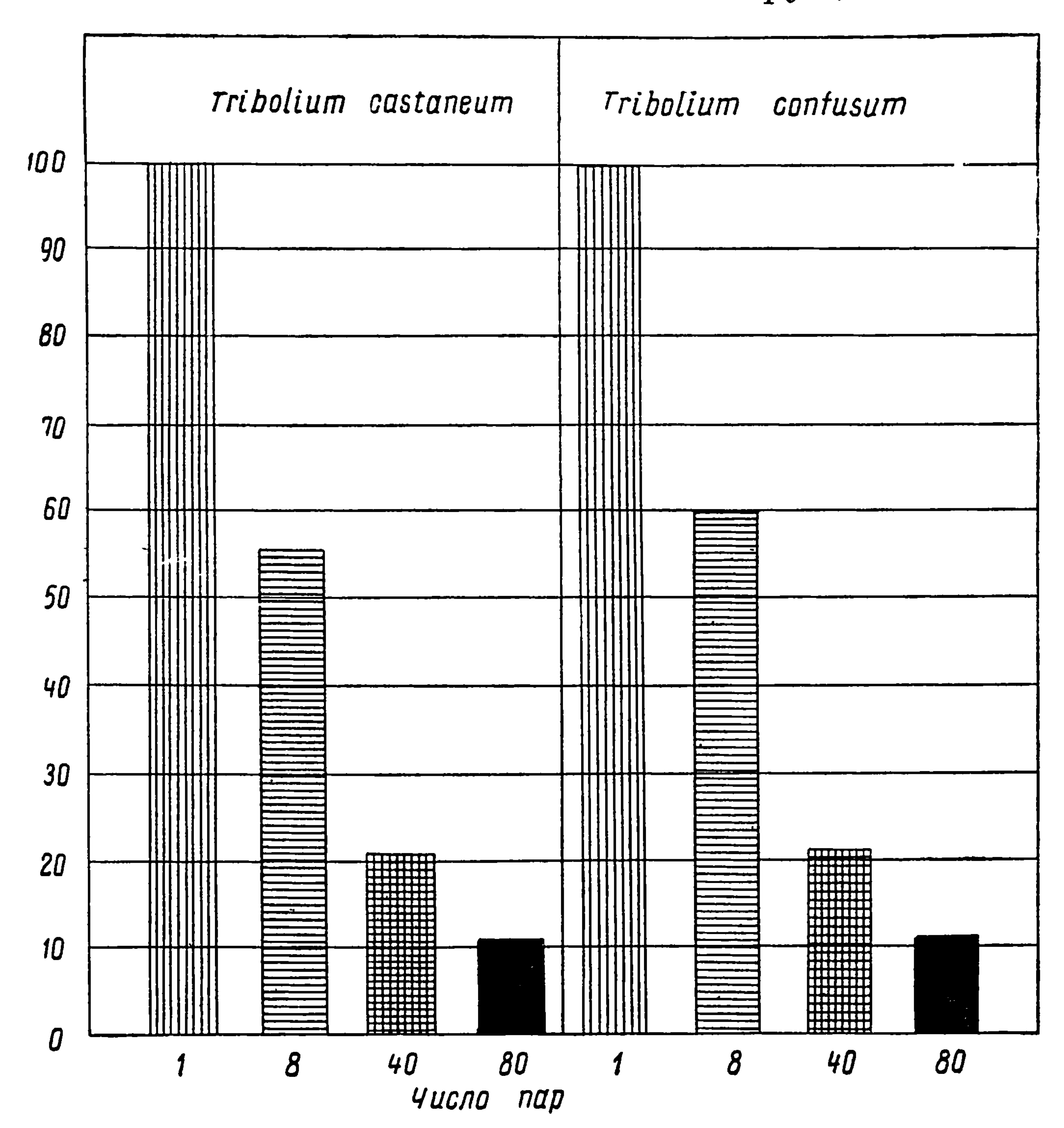
Когда-то я изучал крошечного муравья *Leptothorax*, который, когда его изолируют, приходит в крайнее возбуждение, в чем нетрудно убедиться при помощи микроактографа с оптическим рычагом. Присутствие нескольких других сородичей, особенно если среди них находилась матка, резко снижало его активность. Здесь гипотеза о группе как об «успокоительном средстве» приобретает, быть может, более серьезные основания... Значит, общественных насекомых следовало бы считать антиподами кузнечиков — ведь у тех группирование ускоряет обмен?

ГРУППЫ, ОБЪЕДИНЯЮЩИЕ НАСЕКОМЫХ РАЗНЫХ ВИДОВ

Из вышесказанного ясно, что наряду с хищничеством и конкуренцией — теми отношениями между животными, которые было принято рассматривать до настоящего времени,— следует учитывать и *отношения соседства*. Ниже мы увидим, что эти же отношения необходимо принимать во внимание и тогда, когда в одну группу объединены животные разных видов. Они могут существенно влиять друг на друга, сохраняя при этом внешнее спокойствие.

Во время исследований, проведенных уже довольно давно, Кромби (1944—1947) вырастил *Rhizopertha* в средах, в которых жили другие виды — *Oryzaephilus* или *Sitotroga*. В свою очередь *Oryzaephilus* разводили в средах, где жили *Tribolium*, и наоборот. Оказалось, что среда, обжитая *Rhizopertha*, заметно повышает плодовитость *Oryzaep-*

hilus; происходит явление, обратное борьбе за существование. При смешанном разведении других насекомых Парк, Грегг и Лютерман (1941) установили, что присутствие *Tribolium* нисколько не стесняет хрущака *Gnathoce-*



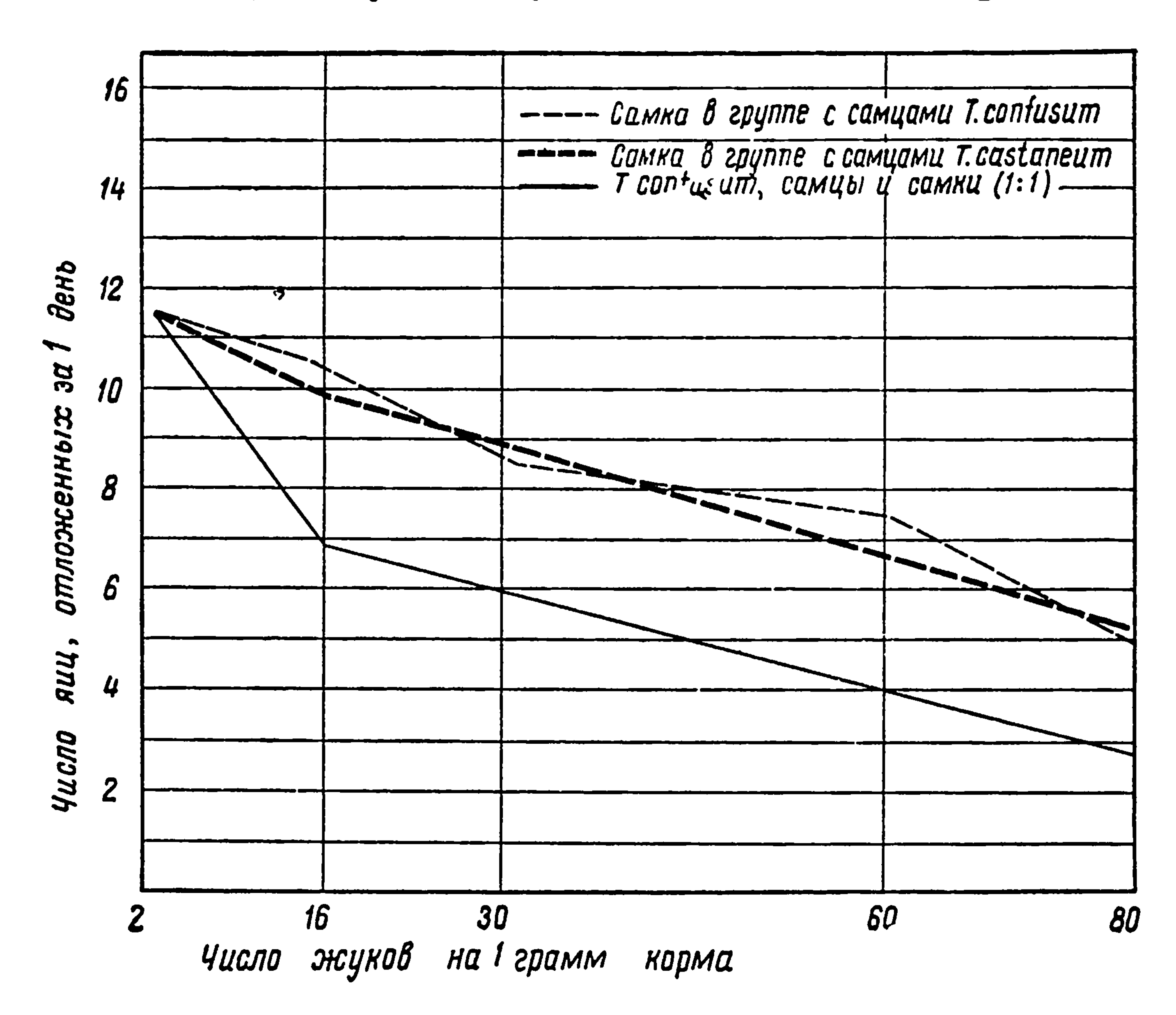
Содержание в группе сокращает общее число яиц, отложенных самками *Tribolium*. которые выращивались в 8 граммах корма (по Бёрчу, Парку и Франку).

Число яиц, отложенных одной парой, принято за 100%.

ros, зато соседство *Gnathoceros* мешает росту *Tribolium*. *Tribolium* почти полностью подавляет развитие кожееда *Trogoderma*. *Gnathoceros* же подавляет этого кожееда только в том случае, когда хрущаков поначалу больше, если же нет — происходит обратное.

Ученые школы Парка, довольно быстро поняв, что взялись за слишком трудную проблему, решили ограничиться изучением конкурентной борьбы между двумя ви-

дами одного рода: *Tribolium confusum* и *T. castaneum*. Для этого сначала провели сравнительное изучение развития популяций обоих видов при разной плотности их содержания. Во всех случаях плодовитость у *T. castaneum* оказалась выше, чем у *T. confusum;* она даже сокращалась в

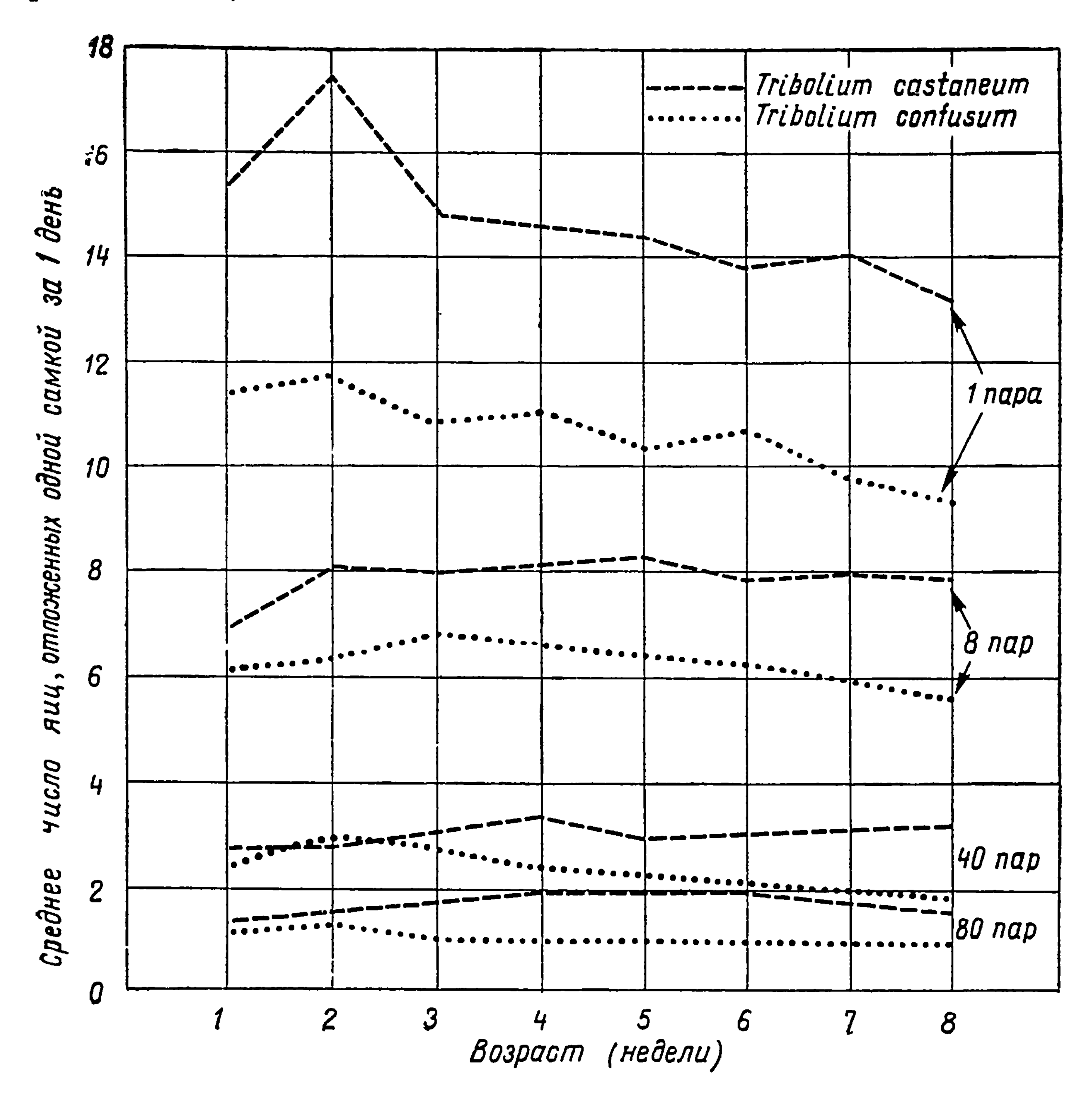


Число яиц, откладываемых самкой *Tribolium confusum,* сокращается в группе даже тогда, когда она живет с насекомыми, которые не принадлежат к ее виду (по Бёрчу, Парку и Франку).

тех же пропорциях, когда возрастал размер группы. Было также отмечено, что, если самка какого-либо вида попадала в группу, состоящую из одних самцов, плодовитость ее сокращалась значительно меньше, чем в смешанной группе из самок и самцов. В первом случае причиной снижения плодовитости можно, по-видимому, считать пожирание яиц, во втором проявляется какой-то иной фактор, доселе неизвестный, но куда более важный (быть может, это фактор снижения плодовитости, открытый Ле Ге Бреретоном).

В *смешанных* популяциях *T. castaneum* тормозит развитие *T. confusum*, но не больше, чем *T. confusum* тормо-

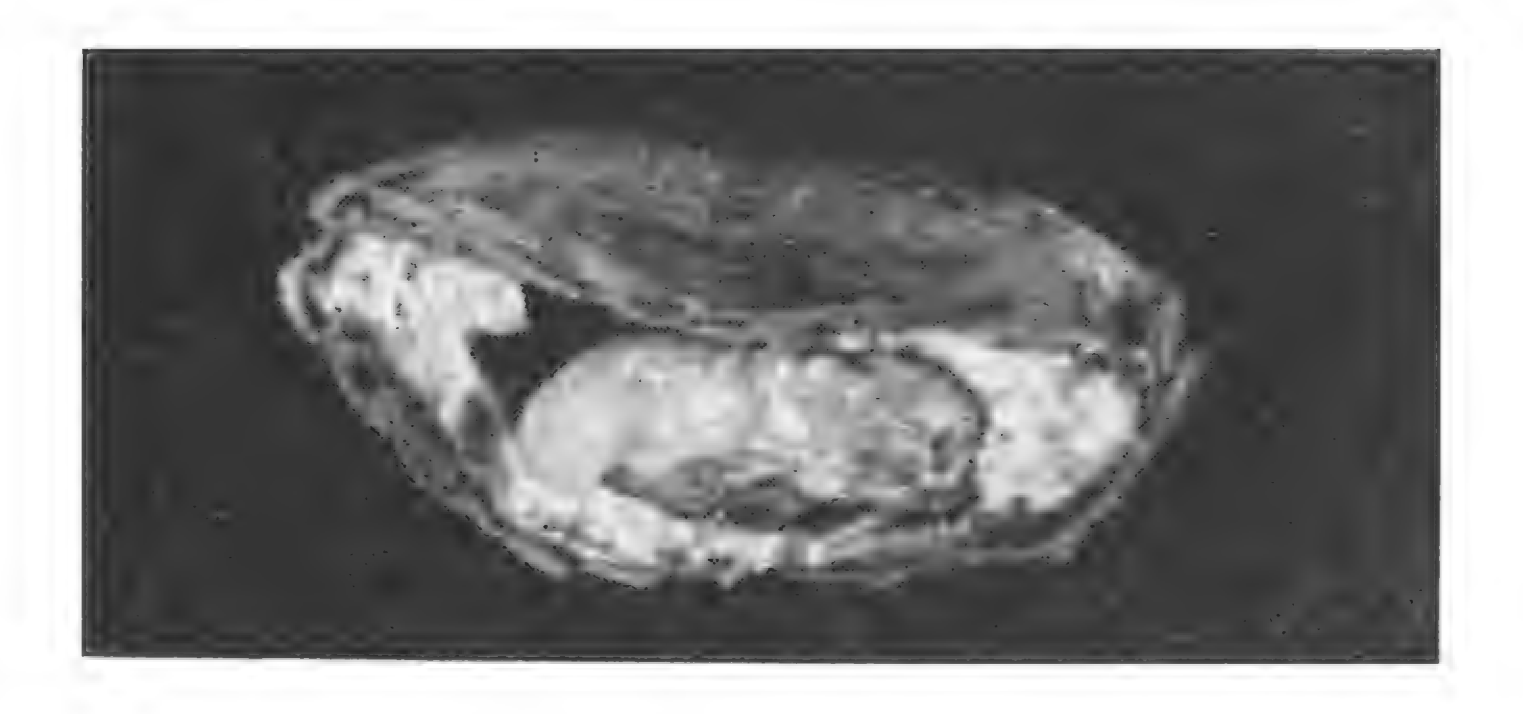
зит сам себя. Зато *T. confusum* мешает развитию *T. castaneum* в большей степени, чем *T. castaneum* мешает себе. Похоже, что *T. confusum* непосредственно воздействует на *способность T. castaneum к оплодотворению* (Бёрч, Парк, Франк, 1951).



Число яиц, отложенных за день на протяжении 8 недель, при содержании различных количеств жуков в 8 граммах корма.

Число отложенных яиц в группах в этот период катастрофически сокращается.

При длительной конкуренции *T. castaneum* в конце концов устраняет *T. confusum,* но на это ему требуется большой срок — несколько лет. Можно, правда, создавать условия, благоприятные для одного или другого вида, комбинируя различным образом температуру и влажность, на которые эти виды реагируют по-разному. И все же при комбинации, несомненно выигрышной для одного вида



Личинка амбарного долгоносика в зерне пшеницы.
Амбарный долгоносик, как и мучной хрущак, широко использовался для экспериментального изучения развития популяций.

Рисовый долгоносик — еще один удобный объект для экспериментального изучения развития популяций.

(скажем, для *T. castaneum*), какой-то небольшой процент опытов постоянно дает обратный результат — и здесь *T. confusum* имеет перевес над *T. castaneum*. Это позволило Парку и Ллойду (1953) предположить, что естественный отбор не сделал *T. confusum* способным побеждать в конкурентной борьбе — гипотеза довольно маловероятная, так как *Tribolium* размножается медленно и слишком уж невелико число произведенных им поколений, чтобы отбор успел сказаться. Но авторы выделяют линии *T. confusum*-победителей и снова объединяют их с *T. castaneum*, взятыми из резерва. Новых результатов они не получают: прежним остался процент опытов, в которых верх одержал *T. castaneum*, не изменилось и время, затрачиваемое им на то, чтобы снизить численность *T. confusum*. Видно, все зависит от каких-то первоначальных условий, а от каких именно — еще предстоит выяснить. Впрочем, есть в этом открытии «победителей в рядах побежденных» масса интереснейших перспектив: не кроется ли здесь новый механизм естественного отбора?

Еще одна, довольно неожиданная причина осложнений таится в не так давно выявленном существовании *биологических рас* у мучного хрущака *Tenebrio* (Леклерк, 1950), у рисового (Бёрч, 1944) и у амбарного (Ришар, 1948) долгоносиков. Так, например, если взять данные о весе большого числа куколок хрущака, хотя бы все они и были выращены в возможно однородных условиях, нельзя построить типичную кривую Гаусса. Леклерк начал селекцию, отбирая особей самого легкого веса; через три поколения он получил типичную кривую Гаусса; таким же образом он селекционирует породу «тяжеловесов».

Существуют две разновидности рисового долгоносика различного размера. На кукурузе при 29° крупные долгоносики истребляют мелких; на пшенице происходит обратное. Если сгруппировать на пшенице *Rhizopertha* с мелкими рисовыми долгоносиками, то окажется, что при 32° доминирует *Rhizopertha*, а при 29° — долгоносики (Бёрч).

IV

НАСЕКОМЫЕ В ПРИРОДЕ

В предшествующих главах я неизменно подчеркивал, какой интересный объект для экологических наблюдений и экспериментов представляет собой возделываемое поле, и сетовал, что все еще невелико число ученых, задумывающихся над этим. Исключение составляют, пожалуй, немецкие и венгерские биологи — их биоклиматологические и энтомологические исследования приобретают все более широкую известность.

Еще задолго до второй мировой войны Тамм и его сотрудники основали в Берлин-Далеме знаменитую научно-исследовательскую станцию, подлинную «биоклиматологическую обсерваторию». Вокруг центрального здания были высеяны все полевые культуры, выращиваемые в Германии; бесчисленные термоэлектрические датчики измеряли температуру на разной высоте и свои показания по сложным переплетениям электропроводов передавали в обсерваторию. За многие годы самописцы исчертили километры графиков. Благодаря этим исследованиям мы теперь отлично знаем микроклимат полей, засеянных клевером, пшеницей, рожью, гречихой и другими культурами.

Позднее, вскоре после окончания второй мировой войны, группа ученых, возглавляемая Тишлером, провела ряд новых исследований, на этот раз энтомологического характера. Ими написан ряд фундаментальных монографий о клеверных, люцерновых, картофельных, свекловичных полях. К сожалению, доступ к этим работам затруднен; в частности, работа Фраге об экологии фауны клеверных и люцерновых полей и огромная по объему диссертация Гейдемана о ржаных и картофельных полях нигде, насколько мне известно, не были опубликованы.

У меня нет желания возвращаться к вопросам, рассмотренным в предыдущей главе, но, откровенно говоря, я сомневаюсь, чтобы методы взятия фаунистических проб, применявшиеся этими авторами, отличались безукоризненной точностью, и кое-кто, например Бонесс, не колеблясь, признает это. И все же благодаря наблюдениям, накоплен-

ным за многие годы на большом числе биотопов, мы несравненно больше знаем теперь о фауне некоторых полевых культур, в особенности люцерны, чем о фауне других растений.

У некоторых читателей может возникнуть вопрос: чем же объясняется, что столько авторов проявило интерес именно к люцерновому полю, которое на первый взгляд не кажется более важным, чем, скажем, поле, засеянное пшеницей? Причины этого чисто практические. Люцерна — растение многолетнее, ее можно изучать с ранней весны до поздней осени, тогда как срок жизни пшеницы значительно короче. Вот почему люцерновое поле мы теперь знаем настолько хорошо, что период разведывательных работ можно считать завершенным. Правда, еще нужно, да и всегда будет нужно, дополнительно уточнить коекакие детали, но в общем последние несколько лет дали гораздо больше, чем предшествующие два десятилетия.

КРАТКИЙ ОБЗОР ПРИМЕНЯВШИХСЯ МЕТОДОВ

Рискуя повториться, отмечу несколько особенностей, присущих методам упомянутых исследователей. Это поможет нам лучше понять сделанные ими выводы, хотя, вероятно, придется и покритиковать их. Шнелль, Бонесс, Балог, Локса и другие пользовались главным образом кошением сачком — мы уже говорили о многочисленных и серьезных недостатках этого метода. Да и сами Балог и Локса отмечают, что в Венгрии из жесткокрылых в сачок никогда не попадают чаще всего встречающиеся на люцерне *Apion oestimatum, Sitona puncticollis* и *S. humeralis*; очень похоже на правду предположение, что эти насекомые успевают упасть наземь, прежде чем их настигнет сачок, или что в момент сбора они не сидят на верхушках стеблей.

Бонесс на люцерне, а Прилоп на сахарной свекле широко применяли ловушки Мёрике зеленого или желтого цвета, расставляя их на разных уровнях. Как мы уже видели, этот метод, позволяющий делать колоссальные сборы насекомых, не был достаточно изучен — я говорю о результатах работы: в ловушки попадает много насекомых, но мы не знаем ни как, ни почему это происходит. Для сбора насекомых, ползающих по земле между стеблями растений, Бонесс и Гейдеман широко использовали ловуш-

ки Барбера, довольно детально изученные Гейдеманом экспериментальным путем. Напомним, что речь идет о сосудах с широким горлышком, наполненных четырехпроцентным водным раствором формалина или этиленгликоля и врытых в землю вровень с краями. На численности улова, безусловно, сказывается влияние ряда факторов. В частности, от дождя ловушку обычно прикрывают металлическим щитом, хотя правильнее использовать про-

Таблица 10

Число насекомых, собранных ловушками Барбера

	Со стеклянным щитом	Со свинцовым щитом
Lasius niger	7	1
Silpha obscura	10	5
Carabus auratus	37	42
Agonum mulleri	8	0
A. dorsale	13	19
Bembidion lampros	8	1
Ophonus pubescens	9	0
Pterostichus vulgaris	15	5
Micryphantidae	84	15
Astilbus	17	17
Staphylinidae	22	7
Всего	296	186
Всего жесткокрылых	160	108

зрачный щит. Из таблицы 10 совершенно очевидно, насколько ниже те уловы, которые получены при применении щита, не пропускающего света.

ЗНАЧЕНИЕ ПРОБ

Как я уже отмечал, лишь редкие экологи задумываются над тем, в какой мере достоверны их пробы, иначе говоря, в какой степени они отражают реальный состав популяции. А вот два венгерских энтомолога — Балог и Локса — очень озабочены этим вопросом. Но тогда, спрашивается, зачем они применяют способ лова, самый примитивный, какой только можно вообразить? Эти ученые и сами

прекрасно сознают, что тот, кто наудачу бросает в люцерну короб из листового железа без крышки и дна, а затем, присев на корточки, пинцетом выуживает все, что увидит под ним, никогда не поймает ни слишком мелких, ни слишком увертливых насекомых: они неизбежно ускользнут; нельзя даже быть уверенным, что поймаешь и всех других насекомых. Поэтому Балог и Локса практически ограничивались изучением жесткокрылых и полужесткокрылых. Тем не менее они настолько интересно обсуждают вопрос о количестве проб и о минимуме обследуемой поверхности, что их выводы стоит запомнить. Отметим также, что их анализ смыкается с результатами изучения растительных сообществ, оказавшими влияние на их взгляды.

ЭКСКУРС В УЧЕНИЕ О РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

У непосвященных, да и у некоторых специалистов старая добрая ботаника не возбуждала интереса, к ней относились снисходительно, как к забаве. Художники и карикатуристы создали популярный образ безобидного маньяка, который носится по лугам и лесам с зеленой полуцилиндрической коробкой через плечо — она битком набита растениями, осужденными завершить свое существование в гербарии. Ныне отсутствие интереса к такой ботанике имеет весьма веские основания: классификация растений — дело практически завершенное, по крайней мере когда речь идет о высших растениях. Нам известны, быть может лишь за малым исключением, все растения на Земле. В огромном «Общем гербарии» парижского Музея нередко можно встретить, скажем, китайца, погруженного в изучение растений своей страны: они представлены здесь, вероятно, даже лучше, чем в Китае, где ботанические коллекции не отличаются достаточной полнотой.

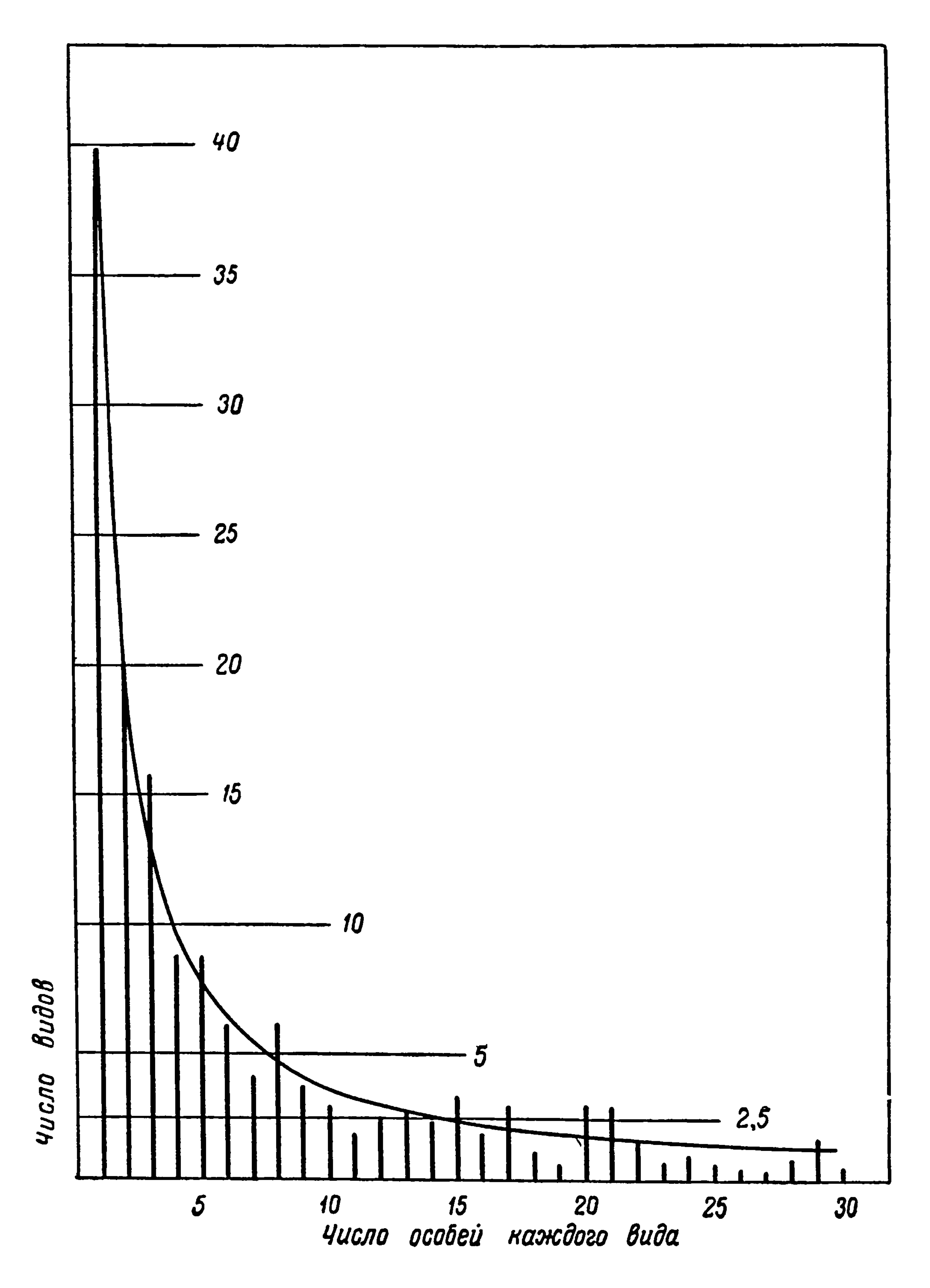
Но, с другой стороны, можно ли в науке считать какой-либо вопрос выясненным окончательно? Пусть систематизированы все растения Земли и уж тем более Франции; что дальше делать с этим каталогом? Возникает возглавляемая Браун-Бланке знаменитая школа ученых Цюриха и Монпелье, исследующих законы растительных сообществ. То, что растения не растут где угодно, — факт, доступный каждому наблюдателю. Совсем иное — «ассоциации», сложившиеся на тучных почвах Нормандии, в

исхлестанных морскими ветрами ландах Бретани или на пустошах Юга. При изучении таких ассоциаций совсем не просто определить их границы и характеристики. Здесь нужен точный подсчет, легко осуществимый с растениями, которые в отличие от насекомых отнюдь не стремятся спастись бегством от исследователя, и помощь статистики. Практически же поступают следующим образом: на зону, предназначенную для обследования, накладывают веревочный четырехугольник и подсчитывают оказавшиеся внутри него растения. Так добывают интереснейшие данные о природе участка и степени развития его флоры. Например, ученые школы Цюриха — Монпелье помогли нам узнать о следующем интересном факте: если оставить под паром поле, подвергавшееся обработке, то лесная флора (в том случае, когда поле находится вблизи леса) полностью восстановится не сразу; прежде чем будет достигнуто устойчивое состояние (климакс — на языке специалистов), на протяжении многих лет постепенно сменится большое количество промежуточных стадий. Но изучение растительных сообществ выходит за рамки нашей темы. Вернемся к работам Балога и Локсы.

ДОМИНИРОВАНИЕ, СРЕДНЕЕ ЧИСЛО, ЧИСЛО РЕНКОНЕНА И Т. Д.

Балог и Локса пытались определить *обилие* (среднюю плотность вида), *доминирование* (процентное содержание данного вида во всем сборе), *константность* (процент проб, в которых обнаружен вид, причем каждая проба данного дня рассматривается ими как единица), *дисперсию* (распределение вида по площади поля) и, конечно, сезонные *вариации*.

Авторы использовали железный короб размером 25×25 сантиметров; при этом в него попадало в среднем 5—6 видов жесткокрылых. Это *среднее* число видов оставалось постоянным независимо от числа обследований — было ли их 10 или 50. Когда же они брали короб размером 50×50 сантиметров, площадь которого, следовательно, в 4 раза больше предыдущего, улов составлял в среднем 10 видов, то есть число видов возрастало только вдвое. Внутри короба площадью квадратный метр (в 16 раз больше первого) находили 35 видов (в 7 раз больше). Отложив процент общего числа видов на оси ординат, а число обследованных



Световая ловушка, используемая на Ротамстедской экспериментальной станции, собирала в 1933—1936 годах в среднем по 3902 насекомых 176 видов за год. График показывает число видов, представленных пятью особями, десятью особями и т. д.
Получается кривая, близкая к логарифмической (по Вильямсу).

квадратов (площадью в 0,25 квадратных метра) на оси абсцисс, мы убедимся, что для наиболее полного получения видов, обитающих на люцерне, нужно обследовать 50 квадратов площадью 25×25 сантиметров. Но уже 10 обследований дают цифру, наиболее близкую к 100%, по самым многочисленным и часто встречающимся жесткокрылым, которые населяют поля люцерны в Венгрии *(Apion oestimatum, Halyzia 14-punctata, H. 18-guttata, Cryptophagus punctipennis, Tachyporus nitidulus, Enicmus transversus)*.

Венгерские ученые пытались также вычислить степень *тождества* и *однородности* проб по методу Жаккарда (число Жаккарда). Подробные данные об этих расчетах можно найти в книге Саусвуда (1966). Число Жаккарда по отношению к числу случаев тождества составляет 28% для растительного покрова и 18% для приземного слоя. Цифры низкие, несомненно, из-за присутствия большого числа случайных видов, не обитающих постоянно в люцерне.

Балог и Локса, особенно интересовавшиеся именно теми немногими насекомыми, которые тесно связаны с люцерной, решили, что число Жаккарда в данном случае неприменимо и дает неверную картину преобладания одних видов насекомых по сравнению с другими. Они ввели другое понятие, *число Ренконена,* которое относится не только к качественному аспекту фауны (число видов), но и к количеству особей (доминирование). Если изучить в растительном покрове всего один участок площадью 50×50 сантиметров, то мы убедимся, что доминирование, характерное для этого участка, практически совпадает с доминированием, наблюдаемым на всем поле. Совершенно иная картина в приземном слое. Несколько ниже мы познакомимся с результатами сравнения доминирования и степени однородности в приземном слое и в растительном покрове. А сейчас, взяв в качестве примера поле люцерны, рассмотрим, как проводится в наше время полное изучение возделываемого поля.

ФЛОРА ЛЮЦЕРНОВОГО ПОЛЯ

Хотя на возделываемом поле растительный покров, безусловно, более однороден, чем на невозделываемой почве, все же полной однородности он не достигает. Естественно, что все растения, которым удается проникнуть на

поле люцерны, появляются в сопровождении собственной свиты из насекомых-вредителей. Следовательно, изучая люцерну, стоит немного заняться и растительными сообществами. За разрешение этой задачи взялся Фраге (1951). Растения, которые будут перечислены ниже, встречаются на полях Шлезвиг-Гольштейна и северной Германии. В первый же год в люцерне появляются растения, характерные для луговых ассоциаций, и ассоциации эти имеют тенденцию развиваться главным образом там, где люцерна растет не очень густо. Особенно заметны они на старых люцерновых полях (табл. 11). Каждый месяц с марта по ноябрь цветут хотя бы некоторые из этих растений. Но на полях с сильным ростом люцерны летом они бывают почти заглушены.

Таблица 11

Встречаемость различных видов растений на старом люцерновом поле (в убывающем порядке)

Poa annua	*Rumex crispus*
Capsella bursa pastoris	*Galium aparine*
Cirsium arvense	*Stellaria media*
Taraxacum officinale	*Cerastium cespitosum*
Polygonum aviculare	*Tussilago farfara*
Plantago lanceolata	*Chenopodium album*
Sonchus oleraceus	*Achillaea millefolia*
Myosotis arenaria	*Matricaria chamomilla*
Viola tricolor	*M. inodora*
Ranunculus acer	*Sinapis arvensis*
Equiselum arvense	*Lamium purpureum*
Plantago major	

МИКРОКЛИМАТ ЛЮЦЕРНЫ

Микроклимат люцерны относится к категории микроклиматов низкорослых растений, о которых шла речь в первой главе. Люцерна характеризуется переходной зоной, охватывающей всю толщу растительного покрова, где смягчены резкие перемены. Интересно, в частности, отметить, что относительная влажность на поле клевера или люцерны с густопереплетающимися стеблями и листьями (gekreuzt, как говорят немцы) даже летом составляет почти 90% у поверхности почвы и 80% на высоте 10 санти-

метров, в то время как во внешней среде она не превышает 30% (по данным Бонесса). К тому же до почвы здесь доходит лишь 5% дневного света и воздух практически неподвижен. Можно, следовательно, заранее сказать, что биотоп такого типа благоприятен для тене- и влаголюбивых видов. Следует, правда, учитывать периодические катастрофы — сенокосы: тогда часть фауны может ютиться в стогах, температура которых в летние дни ощутимо повышается.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФАУНЫ

Здесь придется утомить читателя сухим перечислением видов, обитающих в люцерне. Это неизбежно, так как ни для одной культуры, кроме люцерны, нет действительно полного (с точки зрения синэкологии) каталога сопутствующих видов. Ну как же не привести столь редкий пример!

Для составления своего каталога Бонесс изучил 120 000 особей, представляющих 1450 видов насекомых. *В пределах одного лишь поля можно найти до 790 видов,* что заставляет автора усомниться, действительно ли так бедны фауной возделываемые поля, как это принято считать. Табл. 12 показывает нам распределение видов в растительном покрове люцернового поля.

Таблица 12

Распределение насекомых в растительном покрове люцернового поля (по Бонессу)

Малощетинковые черви	7	Трипсы	51
Брюхоногие моллюски	9	Хоботные	110
Равноногие	5	Перепончатокрылые	480
Двупарноногие	15	Жесткокрылые	507
Губоногие	6	Чешуекрылые	37
Паукообразные	60	Двукрылые	270
Клещи	30	Прочие насекомые	20
Ногохвостки	10	Позвоночные	34

Бонесс полагает, что 75% видов проходит полный цикл развития в пределах поля, но этот показатель получен в результате скорее вычислений, чем прямых наблюдений. Действительно, не так легко выделить виды, которые хотя

бы на каких-то этапах своего существования были связаны с ближайшим окружением — живыми изгородями или соседними полями — и попадали на люцерновое поле, «нарушив границу». С другой стороны, вероятно, 5% видов, обычно обнаруживаемых на поле, постоянно здесь не живут: это в основном насекомые-сборщики (бабочки, пчелы, осы). Наконец, 20—25% — по всей видимости, то, что называется у немцев *Irrgäste* — заблудившиеся или случайные гости, которые лишь изредка встречаются на люцерне. К числу таких случайных гостей можно, конечно, причислить и медоносных пчел.

ОТСТУПЛЕНИЕ ПО ПОВОДУ ПЧЕЛ И ЛЮЦЕРНЫ

Если вы попробуете ввести в цветок люцерны какой-нибудь тонкий и острый предмет, например кончик отточенного карандаша, то вызовете курьезный феномен — «триппинг» (открытие цветка): колонка, несущая тычинки и пестик, развернувшись как пружина, выскочит и ударит по вашему карандашу. То же случается подчас и с пчелой, подлетающей к цветку люцерны для сбора пыльцы и нектара,— она, можно сказать, получает чуть ли не кулаком в подбородок, если, конечно, считать, что у нее есть подбородок. Пчел, естественно, мало радует такое поведение цветка, и посещают они люцерну без большого энтузиазма, а то и вовсе не посещают. Это очень печальное обстоятельство, так как цветок не приспособлен к самоопылению. Поэтому делались попытки улучшить опыление посредством различных приемов и прежде всего — перенаселив люцерновое поле пчелами. Проще всего осуществить это в Северной Америке, где люцерновые поля занимают огромные пространства и представляют в ряде районов почти единственный резерв медоносов. Разумеется, в том случае, когда на поле, которое может прокормить не больше пятидесяти пчелиных семей, помещают сто ульев, урожая меда не получают совсем, но это никого не останавливает: пчеловоды подвозят к полю пчел по специальным договорам и получают плату, возмещающую убытки. Такая система пользуется успехом, она привела к созданию десятков «опылительных» фирм. В теплое время года по всей территории Соединенных Штатов Америки колесят огромные грузовики с сотнями ульев, которых с нетерпением ждут земледельцы и садоводы. Делаются попытки

вывести путем селекции породу пчел, нечувствительных к триппингу, и даже создать такие сорта люцерны, которые успешно опылялись бы пчелами. По правде говоря, в обоих направлениях до сих пор достигнуты лишь частичные успехи. Поэтому начали применять новые приемы — разведение таких перепончатокрылых (в том числе шмелей), которых не останавливает триппинг, или таких, которые берут нектар особым, не вызывающим триппинга способом.

Изобилие и доминирование

Для характеристики фауны недостаточно прилепить к названию каждого вида ярлычок с надписью «обильный» или «необильный». Нужно постараться выразить численность вида на языке цифр, а это не так легко. Например, по утверждению Шнелля, применявшего, к сожалению, только кошение сачком, гороховый слоник (*Sitona lineatus)* составляет 47% фауны жесткокрылых, *S. humeralis* — 12,9%, *Phytonomus variabilis* — 32,5%. Но в зависимости от вида люцерны наблюдаются и некоторые вариации; например, в Тюрингии и Венгрии культивируют сорт с более жесткими листьями, на котором реже обнаруживается *Ph. variabilis*. Люцерна *Medicago falcata* менее подвержена нападениям люцерновых долгоносиков, чем *M. sativa* и *M. media.*

Как мы уже знаем, тщательнее всех доминирование и изобилие видов изучили Балог и Локса. К сожалению, фауна люцерновых полей Центральной Европы довольно сильно отличается от фауны таких же полей в Западной Европе, и это ограничивает возможность сравнений. Венгерские авторы попытались охарактеризовать «люцерновый биотоп» по доминирующим в нем видам. Они нашли, что в растительном покрове на 313 жесткокрылых приходится 258 *Apion oestimatum.* Из 104 хищников большинство *Halyzia.* Сапрофаги, живущие на почве, состоят главным образом из *Cryptophagus punctipennis, Calathus ambiguus* и *Microlestes maurus.* Отсюда следует, что действительно важные компоненты биоценозов сводятся к небольшому количеству видов. Степень *однородности* фауны весьма ощутимо колеблется в зависимости от того, идет ли речь о растительном покрове или об открытой поверхности почвы. Так, например, чтобы получить стопроцентный видовой состав жесткокрылых в растительном покрове, надо

обследовать 50 квадратов по 50 × 50 сантиметров каждый, а на почве для этого достаточно всего 40 квадратов; следовательно, популяция открытых почв более однородна. Правда, показатели различия могут изменяться при разных методах оценки, в частности в зависимости от того, используется число Ренконена или число Жаккарда.

ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ ЛЮЦЕРНОВОГО БИОЦЕНОЗА ЗАПАДНОЙ ЕВРОПЫ ПО БОНЕССУ

Фауна люцернового поля состоит на 32% из фитофагов, на 20% из сапрофагов и на 48% из хищников. Далее мы увидим, что большинство фитофагов находится в зоне растительности, а большинство сапрофагов — на почве, и это нормально, так как растительные остатки падают на почву. Но из 510 видов фитофагов 42 вида, то есть 8%, живут только на бобовых; 92 (18%) — на различных злаковых; 268 (52%) — луговые виды или виды, живущие на растениях, произрастающих по соседству с люцерновым полем; 108 (22%) — полифаги с выраженным предпочтением к бобовым культурам. Заметим тут же, что *видов, живущих исключительно на бобовых, немного, но зато они представлены большим числом особей* — полная противоположность тому, что наблюдается у видов, живущих на люцерновом поле не только на бобовых. Бонесс показывает также, что наибольшее число сосущих фитофагов живет в растительном покрове, точнее — в зоне цветков. Минирующие насекомые тоже живут в растительном покрове, грызущие — преимущественно на почве, однако изрядное их число встречается и в растительном покрове. Можно получить довольно правильное представление о реальном количестве насекомых, обитающих на люцерне, классифицировав виды по длине тела, выраженной в миллиметрах; затем число миллиметров, возведенное в куб, умножают на число особей и получают цифру, примерно соответствующую их весу. Эту величину называют «биомассой»; и хотя сравнение, например, килограмма жужелиц с килограммом мух может показаться странным, понятие биомассы оказалось интересным и полезным для экологии (табл. 13).

Крупные фитофаги, за счет которых живет огромное множество паразитов, составляют самую значительную биомассу в растительном покрове. На почве же, наоборот,

Таблица 13

Численность и биомасса живых насекомых на люцерновом поле

	Классификация по длине, *мм*					
	до 1	1—2	2—4	4—8	8—16	16—32
Фитофаги						
Численность (тысячи особей)	16	46	24	12	1,5	0,5
Биомасса	0,05	1,2	5,0	17,8	18,0	58,0
Сапрофаги						
Численность	20,1	50,7	27,6	1,3	0,3	0,01
Биомасса	0,7	8,6	43	17	29,8	0,9
Хищники						
Численность	1,3	44,7	39,3	12,3	2,1	0,3
Биомасса	0,003	1,2	8,1	20,1	19,1	41,5
Паразиты						
Численность	43,3	49,3	6,7	0,6		
Биомасса	4	34	38	24		

преобладают мелкие формы сапрофагов и паразитов. Интересно привести довольно любопытную деталь: одна жужелица, по подсчетам Шернея, ежедневно поедает в неволе количество корма, по весу в 1,3—3,4 раза превосходящее ее собственный вес. Таким образом, за 4 месяца активной деятельности одна особь весом 500 миллиграммов поедает 60 граммов корма. И если на 30 квадратных метров приходится примерно одна жужелица — значит, на каждом гектаре жужелицы поедают по два килограмма живой материи. А ведь есть еще и другие хищники!

УРОВНИ ФАУНЫ

Бонесс, как и большинство немецких экологов, различает фауну почвы (эуэдафон), фауну поверхности почвы (эпигеон) и фауну растительного покрова (эпиэдафон), из которого при определенных обстоятельствах выделяют зону цветков. Мы не станем много времени уделять эуэдафо-

ну; эта фауна, по-видимому, не отличается от фауны луговой; к тому же эуэдафон изучен различными авторами, в том числе Крюгером (1952) и фон Баудиссином (1952).

В почве встречаются главным образом земляные черви, ногохвостки, клещи, пауки, жужелицы, стафилины, муравьи, сцелиониды, настоящие наездники, грибные комарики, мушки борбориды и горбатки — все это виды, довольно легко попадающиеся в ловушки Барбера. В эпиэдафоне виды распределяются по-разному в зависимости от уровней. Здесь изобилуют полужесткокрылые, двукрылые, долгоносики и сопутствующие им паразиты. В верхнюю его часть поднимаются с почвы стафилины и двукрылые сапрофаги. Я часто встречал горбаток и грибных комариков на самой границе зоны цветков.

С помощью клейких ловушек Бонесс установил, что, если большинство насекомых летает на высоте 60—70 сантиметров, то трипсы и стафилины держатся, напротив, очень низко над землей. Перепончатокрылые паразиты, галлицы, грибные комарики, горбатки и бабочки Lonchopteridae чаще летают не в зоне цветков, а на уровне стеблей. Изучая фауну разных уровней, я применил всасывающие ловушки и нашел иное, чем Бонесс, распределение: горбатки и проктотрупоидные наездники гораздо чаще встречались в зоне цветков; браконилы, хальцидиды и грибные комарики одинаково часто встречаются и в зоне цветков и между стеблей; галлицы днем обычно летают в нижнем слое растительности.

Люцерновые слоники, по наблюдениям Шнелля, посещают нижний слой растительности и даже поверхность почвы — они чаще всего попадают в ловушки Барбера, но нередко их встречают и в растительном покрове. А вот слоника-фитономуса в ловушках Барбера не найти. Балог и Локса установили, что в июне клубеньковые долгоносики посещают преимущественно нижний ярус эпиэдафона. Зато, когда для отлова насекомых пользовались селектором, установленным в зоне цветков, долгоносиков всегда вылавливали в больших количествах. Может быть, авторы, в частности Шнелль, не ловили их в этой зоне только потому, что пользовались методом кошения сачком? Ведь при малейшем сотрясении стеблей большая часть долгоносиков быстро падает на землю, потому и не приходится удивляться, что так много этих жучков находят в ловушках Барбера.

Засоренное пшеничное поле — головоломка для эколога.

КРАЯ ПОЛЯ И ЕГО СЕРЕДИНА

Немецкие авторы (Бонесс, Гейдеман, Шнелль, Прилоп) особенно настаивают на различиях между фауной середины поля и его краев: эти различия всегда поражали и меня. Светолюбивые и теплолюбивые виды, а также виды, спокойно переносящие засуху, обычно предпочитают середину поля. Но по краям встречается больше особей и больше видов.

Таблица 14

Состав фауны средней части поля
(в % по отношению к составу фауны края полей)

	Поверхность почвы	Растительная зона
Брюхоногие	—	220
Равноногие	380	—
Пауки	133	165
Клещи	130	165
Ногохвостки	70	109
Трипсы	—	70
Клопы	—	480
Цикадки	—	76
Тли	—	93
Жуки (имаго)	142	135
Жуки (личинки)	130	280
Двукрылые (имаго)	120	100
Перепончатокрылые (имаго)	170	190

В таблице 14 (по исправленным данным Бонесса) мы можем познакомиться с фауной, населяющей края поля (в радиусе пяти метров по направлению к центру) и внутреннюю часть его (не ближе 30 метров к кромке). Почти все виды, за исключением тлей, ногохвосток, трипсов и цикадок, многочисленнее по краям. Прямокрылых (саранчовых) можно встретить лишь у кромки поля. Многие виды зимуют вне поля, ближе к меже, и благодаря ловушкам Барбера нетрудно проследить за их обратным вторжением весной, когда они переходят границу поля.

По Шнеллю, количество семеедов всегда уменьшается по мере продвижения от края поля к его середине. То же можно сказать и о клубеньковых долгоносиках и фитономусах, хотя и здесь бывают исключения. Я также нашел

у краев поля гораздо больше трипсов, хальцидидов, проктотрупоидных наездников и горбаток, но значительно меньше грибных комариков.

НОЧЬ И ДЕНЬ

Я не могу полностью согласиться с Бонессом в вопросе о ночном распределении фауны. Если действительно максимальное количество видов встречается в полете, как утверждают, в середине дня, то зато мы не раз отмечали *ночное оскудение фауны,* наблюдая за всасывающими ловушками и селектором. Никто не знает, чем это объясняется. Бонесс же, наоборот, находит в сачке *больше* насекомых, когда проводит кошение ночью. Не так-то легко понять причину столь резкого расхождения. Может быть, фауна растительного покрова ночью ютится на почве? Но мы не применяли ловушек Барбера и утверждать это не решаемся.

По Бонессу, численность пауков и трипсов возрастает к середине дня и сильно убывает к вечеру, потому что в поисках приюта они спускаются по стеблям. Полужесткокрылые, как утверждает Бонесс, более многочисленны по утрам. Слитнобрюхие ногохвостки, стафилины (в особенности их личинки), моллюски, микрожесткокрылые (*Atomaria,* скрытники) поднимаются вечером по стеблям и проводят всю ночь на их вершинах; днем их там не найти.

Цикадки и тли не дают четко выраженных изменений в численности ночью и днем. Среди долгоносиков есть чисто ночные виды: *Phytonomus punctatus* и *Otiorrhynchus*. А *Sitona lineatus* и *S. griseus* весной бывают более активны днем, но летом, как только начинает припекать солнце, их можно увидеть, как правило, только по утрам и вечерам (по крайней мере так утверждают разные авторы). По наблюдениям же Шнелля, целые полчища этих жесткокрылых движутся по люцерне и в самый жаркий полдень. Случается, однако, найти их забившимися между комочками земли — вероятно, поведение этих жесткокрылых определяется какими-то местными факторами.

ПОЛЕТ

Бывает, что вечером или ночью в больших количествах ловятся такие превосходные летуны на дальние расстояния, как двукрылые *Calyptrata*. Зеленушки и сеноеды

Lachesilla летают чаще всего по утрам и сразу после полудня. В первые же послеполуденные часы и в более поздние дневные летают трипсы и шведские мухи, по вечерам — большинство жесткокрылых, борбориды, галлицы. У кривой активности лёта тлей есть, по-видимому, два пика: один — утром, другой — после полудня; клопы, равнокрылые и листоблошки летают во второй половине дня.

Мы, как и Бонесс, ловили галлиц, клопов и шведских мух большей частью около 5 часов пополудни. Но по дрозофилам, цикадкам, многим листоблошкам и долгоносикам наши результаты не совпали с результатами Бонесса: у меня сложилось впечатление, что эти виды перемещаются в основном ночью, около 11 часов.

СЕЗОННЫЕ КОЛЕБАНИЯ

Как отмечает Бонесс, весьма любопытно расхождение между приростом популяций на почве и в растительном покрове. Максимальная численность популяции в растительном покрове практически совпадает с порой наибольшего развития растений (июль), тогда как на почве она достигает максимума несколько ранее, в апреле — мае.

Сезонные показатели можно изучать порознь, как это делал Бонесс. *Зимний период* (от декабря до февраля, а иногда до марта) характеризуется, понятно, весьма скудной фауной. И все же, когда мороз не слишком жесток, деятельность некоторых животных еще продолжается: проявляют активность гамазовые клещи, пауки, личинки жужелиц *Nebria brevicollis* и взрослые формы жуков *Simplocaria semistriata,* некоторые жуки-стафилины, некоторые ногохвостки и грибные комарики.

Весенний период (от апреля, иногда с конца марта до мая) характеризуется активным ростом растительности, завершающим свое развитие в мае. Ногохвостки и большая часть пауков достигают тогда максимальной численности, количество гамазовых клещей сокращается, и их место, особенно на песчаных почвах, занимают клещи-краснотелки. Жесткокрылые выходят из состояния зимнего покоя, их численность сильно повышается (это, в частности, относится к *Carabus, Phytonomus, Sitona, Agonum dorsale, Trechus 4-striatus, Silpha tristis).* В растительном покрове преобладают виды, зимующие во взрослой стадии (долгоносики, земляные блошки, цветоеды, трипсы, слитнобрю-

хие ногохвостки). Среди двукрылых особенно много длинноусых (толстоножки, грибные комарики, комары-дергуны, галлицы первого поколения, такие, как *Contarinia medicaginis* и *Dasyneura ignorata*). Встречаются также некоторые виды, зимующие в почве в стадии куколок или личинок (злаковые мушки и агромизиды).

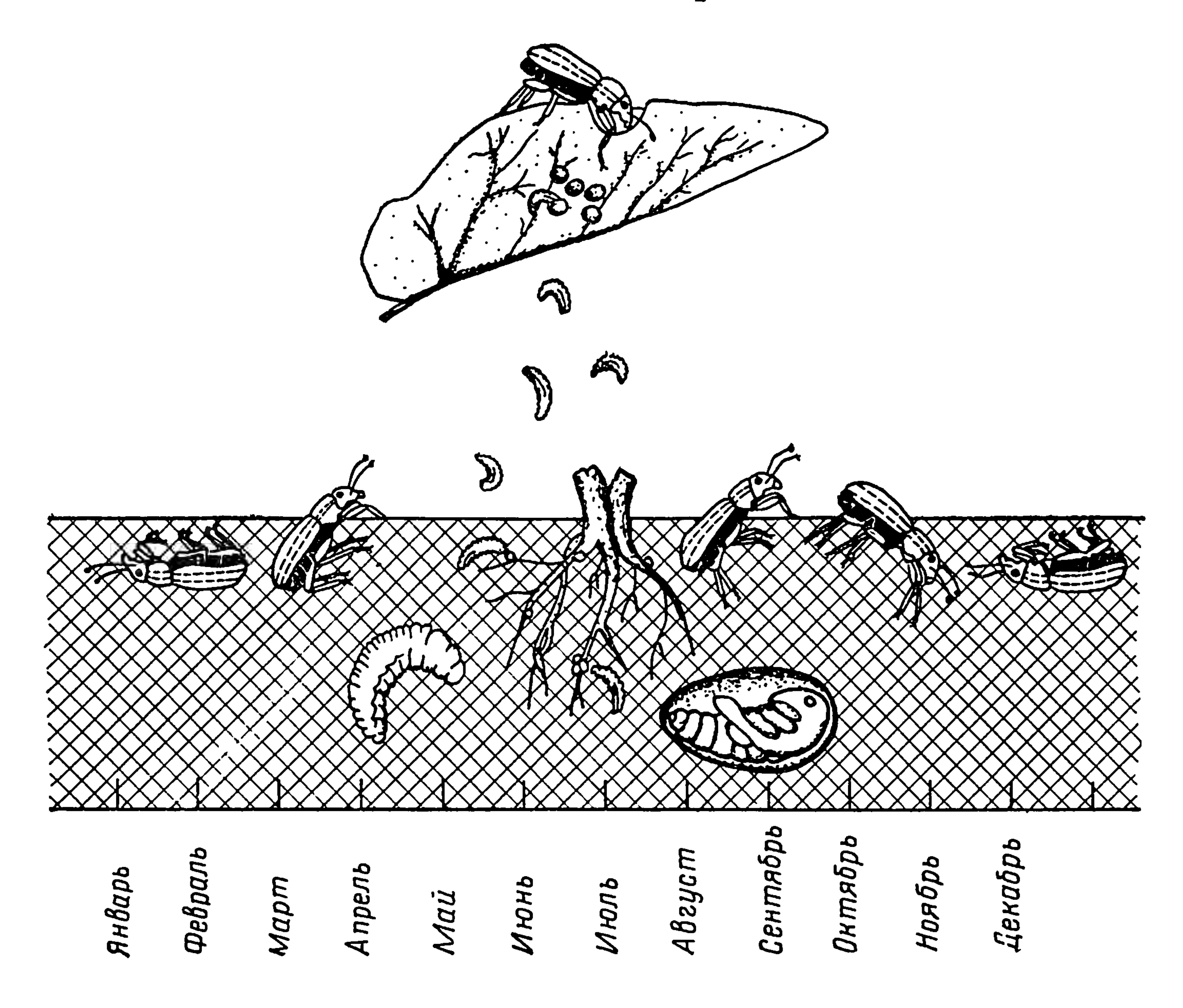
На *первый период лета*, июнь, приходится начало цветения люцерны, а также первый покос. Из жужелиц начинают доминировать *Nebria brevicollis* (на тяжелых почвах) и *Pterostichus vulgaris*. На остатках растений заметны жуки сапрофаги (скрытники, *Atomaria*, водолюбы). Это пора, когда на люцерне показываются личинки травяных долгоносиков, иногда в невероятных количествах (уловы селектора). Кишат мириады тлей *Macrosiphum pisi*; появляются *Bryobia pretiosa*, *Tylus corrigiolatus*, множество зеленушек и толкунчиков. Перезимовавшие имаго жесткокрылых фитофагов исчезают.

Разгар лета, июль — август, когда люцерна в полном цвету и практически уже подавила остальные растения на поле, — пора уборки: второй укос — между концом июля и началом августа и третий — в конце августа — начале сентября. Численность ногохвосток и клещей на почве снижается до минимума; число муравьев и паразитических перепончатокрылых сильно возрастает; по-прежнему много микрожесткокрылых. В растительном покрове увеличивается количество клопов, цикадок и трипсов. Именно в августе паразитические перепончатокрылые, которых мы с Леконтом сами ловили с помощью всасывающей ловушки, достигают максимальной численности. Галлицы и другие минирующие двукрылые дают второе и третье поколения, а тли, если условия складываются благоприятно, размножаются в колоссальных масштабах.

В *конце лета*, в сентябре, после последнего укоса, часто появляются новые мощные всходы люцерны. На почве пауки, гамазовые клещи и ногохвостки опять сильно прибывают в числе, не достигая, однако, весеннего изобилия. Жесткокрылые фитофаги (*Apion*, *Sitona*) переходят в стадию имаго. Встречаются навозные мухи, грибные комарики и комары-дергуны.

Зимний период окончательно устанавливается лишь в октябре. На поверхности почвы показываются «мимоходом» в поисках убежища некоторые двукрылые и перепончатокрылые. В растительных остатках развивается много

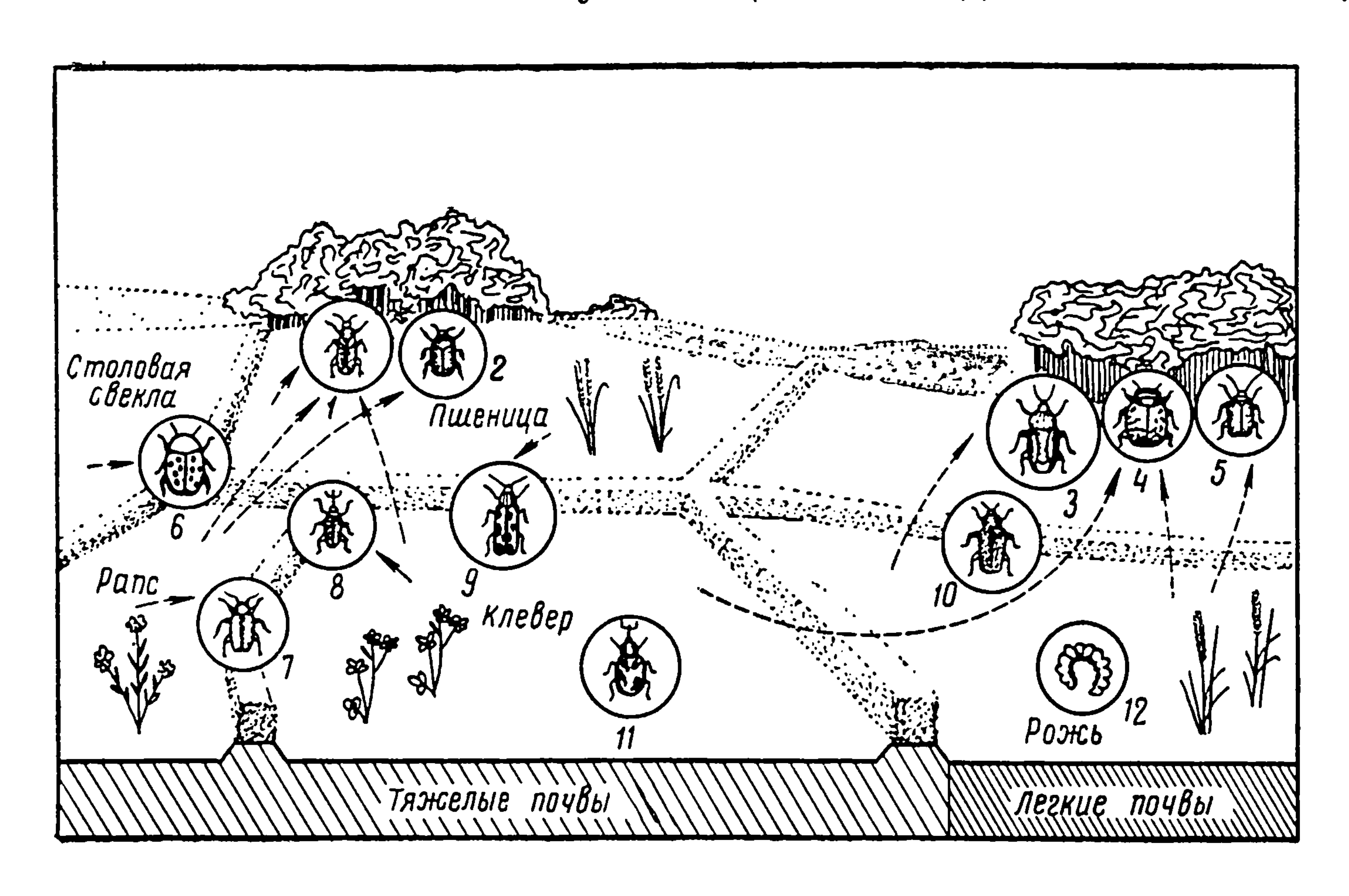
сапрофагов, таких, как муравьевидки, горбатки, борбориды, *Lonchoptera,* плодовые мушки дрозофилы. Из жужелиц доминирует *Nebria brevicollis.* В ноябре повышается численность таких чисто зимних форм, как *Simplocaria* и гамазовые клещи. Наши данные несколько отличаются от данных Бонесса, и, несомненно, прежде всего потому, что



Развитие *Sitona lineatus* в течение года (по Мюллеру, 1956).

в наших пробах отсутствуют многие виды, попадающиеся в ловушки Барбера. Тлей мы встречали в течение всего сезона, иногда уже с половины марта, правда в довольно ограниченном количестве, тогда как Бонесс лишь в июне отмечает массовое появление тли *Macrosiphum pisi.* Зато в наших уловах, как и у Бонесса, очень рано начинают попадаться микрожесткокрылые и в течение всего года — долгоносики *Sitona.* Взрослые формы долгоносиков из растительного покрова ловятся лишь в конце весны и исчезают в июле (по крайней мере первое поколение, второе же достигает максимальной численности в сентябре — октябре). Множество *Apion* встречается только весной.

Конечно, зимнюю фауну люцернового поля легко описывать. Но не следует забывать, что надо еще изучить те виды животных, которых не заметишь, потому что они забились в свои зимние убежища. По данным Бонесса,



Три типа зимовки насекомых, обитающих в поле.
Уходят в совершенно иные места: *1 — Lygnus; 2 — Meligethes; 3 — Aelia; 4 — Coccinella; 5 — Haltica.* Лишь немного удаляются за пределы поля: *6 — Cassida; 7 — Phyllotreta; 8 — Apion; 9 — Lerme; 10 — Amara.* Остаются на поле: *11 — Phytonomus punctatus; 12 — Agrotis segetum.*

около 15% видов, обитающих на люцерне, зимуют в стадии яиц, 25% — в стадии личинок, 20% — в стадии куколок и 35% — взрослыми насекомыми. Из них 5—10% можно отыскать на подземных частях растений, как правило, за пределами поля (трипсы, хальцидиды, земляные блошки); зато у тли *Macrosiphum pisi* зимуют яйца, прикрепленные к стеблям полевых растений. 60% других видов прячутся в почве или под растительными остатками на ее поверхности; 30—35% уходят глубже в почву — это клещи, ногохвостки, личинки и куколки двукрылых, жуков, бабочек и трипсов, имаго жесткокрылых, таких, как стафилины.

Около половины видов перемещаются на большее или меньшее расстояние за пределы поля; часть долгоносиков остается на поле или лишь незначительно удаляется от него. *Apion* в большинстве случаев добирается до живых изго-

родей и прячется под пучками травы или растительными остатками, чаще всего с той стороны, которая обращена на восток или на юг (Тишлер). На верхушках таких изгородей встречается много долгоносиков, тогда как внизу почти никаких насекомых нет. Наконец, гороховый слоник и *Apion virens* довольно часто встречаются на поле, у корней.

Жуки-листоеды, клопы и божьи коровки зимой почти полностью исчезают с поля, как и большая часть жужелиц, мертвоедов и многих других взрослых жуков. Вероятно, немало и пауков мигрирует с поля, но это точно не установлено.

Переселение на зимовку, которое в подавляющем большинстве случаев ограничивается ближайшими окрестностями поля, совершается, как правило, «пешком» (по наблюдениям и результатам уловов), тем более что в это время года способность к полету заторможена понижением температуры. Однако цветоеды, прыгуны, скрытнохоботники, слепняки, трипсы, многие перепончатокрылые и двукрылые перемещаются по воздуху, что, в частности, и показывают клейкие ловушки и ловушки Мёрике.

НЕРЕШЕННЫЕ ВОПРОСЫ

Все изложенное может показаться слишком категоричным и создать у читателя впечатление, что все вопросы, касающиеся размещения на зимовку, уже до конца выяснены. Но это далеко не так: именно с зимовкой связаны интереснейшие загадки биологии. Речь идет не столько о люцерновом поле, сколько о поле рапсовом (во всяком случае, по моим сведениям). В ту пору, когда повторные обработки рапсовых полей инсектицидами пускали по миру пасечников, чьи пчелы собирали мед с рапса, мне пришлось заняться вредителями этого растения, в частности рапсовым скрытнохоботником.

Рапсовый скрытнохоботник зимует именно во взрослом состоянии; лишь на одном рапсовом поле живут миллионы этих жуков (иногда находишь по 3—4 особи на цветке). И что ж — зимой, несмотря на активнейшие поиски в разных местах и на разных глубинах, в сотнях почвенных проб я ни разу не нашел ни одного долгоносика. Опросив французских и немецких энтомологов, я, к величайшему своему удивлению, убедился, что никто никогда не нахо-

дил ни одного зимующего долгоносика *Ceuthorrhynchus assimilis*, хотя некоторые другие виды долгоносиков изредка встречались. Случай странный, но далеко не единичный. Мой друг Шабуссу, который руководит агрозоологической станцией, рассказал мне, что он на протяжении ряда лет занимался одним видом мягкотелок, опустошавшим яблоневые сады Бигорра. На пространстве в несколько сот гектаров нападению подвергался каждый цветок яблони, причем миллиарды мягкотелок сосредоточивались на довольно ограниченной территории. Личинки этих насекомых плотоядны и живут в земле, где и зимуют, — так говорят нам книги. Однако Шабуссу, как ни старался, не смог найти ни единой личинки. Мало того, уж если эти личинки плотоядны, то должна была бы размножаться и предполагаемая добыча, чтобы прокормить такую огромную орду хищников. Следовательно, должна была соответственно измениться и фауна почвы. Но вот что заявляют энтомологи, опрошенные по этому поводу: изменений, которые должны предшествовать инвазии взрослых мягкотелок, не наблюдается. Это лишнее доказательство того, что экология — наука, еще не вышедшая из пеленок.

ЗАСЕЛЕНИЕ НОВОГО ПОЛЯ

Но откуда берутся насекомые в зоне, где люцерну высевают впервые? Бонесс не затрагивал этого вопроса, зато Шнелль в известной мере заинтересовался им, так как сравнивал населенность люцерновых полей первого и четвертого года пользования. В первый год, сразу после посева, фауна поля немногочисленна, но сильно возрастает в два последующих года, а затем, когда люцерна стареет, количество насекомых снижается. Цикл развития люцерны, охватывающий несколько лет, особенно подходит для люцернового слоника, который развивается два года. Но по прошествии ряда лет поле зарастает разными сорняками, и биотоп становится уже не таким благоприятным для долгоносика, так что его численность постепенно убывает. Вот, примерно, и все, что можно сегодня сообщить о заселении нового поля; как видите, немного. Мы хотим бороться с вредителями сельскохозяйственных культур, а сами в огромном большинстве случаев даже не знаем, как они на этих культурах появляются...

Большинство видов максимально активны только в солнечную погоду. Сырая, пасмурная погода особенно противопоказана полету бабочек, трипсов, перепончатокрылых, хотя в 1952 году я заметил, что микродвукрылые и микроперепончатокрылые попадают во всасывающие ловушки даже при сильном дожде, только бы он не был затяжным. На поведение клубеньковых долгоносиков и фитономусов дождь как будто бы не влияет; в крайнем случае, когда льет слишком сильно, они прячутся под листья, но, стоит дождю прекратиться, снова приходят в движение. А вот *Apion* (кроме *A. virens*), как отмечает Шнелль, по-видимому, больше боятся дождя. По мнению Дэнна и Райта (1955), дождь сильно снижает численность тли *Macrosiphum pisi*, тогда как на других тлях его воздействие не так заметно. Причина, быть может, в том, что *Macrosiphum* в отличие от других видов при малейшем возбуждении падает наземь, а взобраться обратно на стебель ей, конечно, трудно.

Бонесс дает несколько примеров того, как различаются годы с точки зрения климатологов и какие изменения в развитии видов наблюдаются при этом. Например, мягкие зимы, благоприятствуя развитию сорняков *(Poa annua, Taraxacum officinale, Plantago major)*, могут оказывать косвенное влияние на фауну. Этим пользуются некоторые, в достаточной мере многоядные фитофаги: различные *Sitona, Macrosiphum pisi* со своими паразитами и гиперпаразитами, ногохвостка зеленый сминтур, сапрофаги *(Lonchoptera)*, плодовые мушки, зеленые падальные мухи, муравьевидки и, наконец, такие хищники, как цветочные мухи и клопы-набиды. В Шлезвиг-Гольштейне, например, в 1953 году была исключительно мягкая зима, весна ранняя и солнечная, лето же посредственное. Зато в 1954 году зима была сухой и суровой, весна запоздалой, прохладной, очень сухой, лето вначале жарким, а затем холодным и сырым. Только 12 мая 1954 года популяция со множеством трипсов и цветоедов достигла уровня, сравнимого с тем, какой наблюдался уже 28 апреля 1953 года. А 28 апреля 1954 года здесь можно было найти лишь несколько двукрылых сапрофагов. Зимняя погода еще сохранялась в конце апреля 1954 года, тогда как в 1953 году уже в конце марта целиком господствовала весна. Личинки долгоноси-

ков-фитономусов окуклились лишь в середине июля 1954 года, тогда как в 1953 году они перешли в эту стадию уже в начале июля. В 1954 году *Tylus corrigiolatus* начал свои полеты двумя-тремя неделями позже, чем в 1953 году. Но шведская муха и галлица *Contarinia medicaginis* появились почти в одно и то же время в 1953 и 1954 годах — их цикл развития проходит через несколько поколений, и это смягчает действие климатических факторов.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КАТАСТРОФА: ПОКОС

Съем травостоя — это великолепный экологический эксперимент (правда, несколько катастрофического характера). Его последствия близки к уже изученным Бонессом последствиям сенокоса на лугу. Сразу же становится заметным резкое увеличение численности насекомых на поверхности почвы, быть может, из-за того, что многие из них были насильственно удалены из растительного покрова. Но методы сбора, применяемые Бонессом и другими авторами, не дают возможности точно сравнивать фауну поля до и после скашивания. В связи со значительными различиями в состоянии травостоя их любимое оружие — сачок для кошения — действует здесь еще более грубо, чем обычно. Как, например, сравнивать серию проб, собранных сачком с люцерны в разгар ее вегетации и с люцерны скошенной, только начинающей заново отрастать и имеющей в высоту всего несколько сантиметров? И эластичность стеблей иная, и способ приближения сачка другой; в таких условиях определение состава фауны может быть лишь крайне приблизительным. Таблица 15 дает нам представление о сравнительном числе особей до и после скашивания.

Часть клубеньковых долгоносиков и фитономусов не слишком пострадала от скашивания люцерны, потому что она уже находилась в почве, проходя здесь стадию куколки. Оставшиеся в живых взрослые особи довольно скоро оправляются на отрастающей люцерне. Шнелль сравнил фауну двух частей люцернового поля — скошенной и нескошенной. После покоса на нескошенной части явно возрастает количество насекомых, в частности *Sitona lineatus*, *S. hispidulus*, *S. humeralis*. Таким образом, выявляется миграция слоников в сторону нетронутой части поля.

Таблица 15

Влияние скашивания на состав фауны люцернового поля
(в % по отношению к численности до скашивания, принятой за единицу, по Бонессу)

	Растительный покров	Поверхность почвы
Пауки	0,3	1,8
Клещи	4,3	3,5
Трипсы	0,9	3,5
Клопы	0,7	3,5
Цикадки	1,8	3,5
Тли	0,5	3,5
Жуки	1,5	2,6
Двукрылые	1,3	1,0
Перепончатокрылые	0,7	2,6
Сминтуры	1,7	10,0
Ногохвостки	1,7	0,8
Губоногие	1,7	1,4
В среднем	0,95	1,5

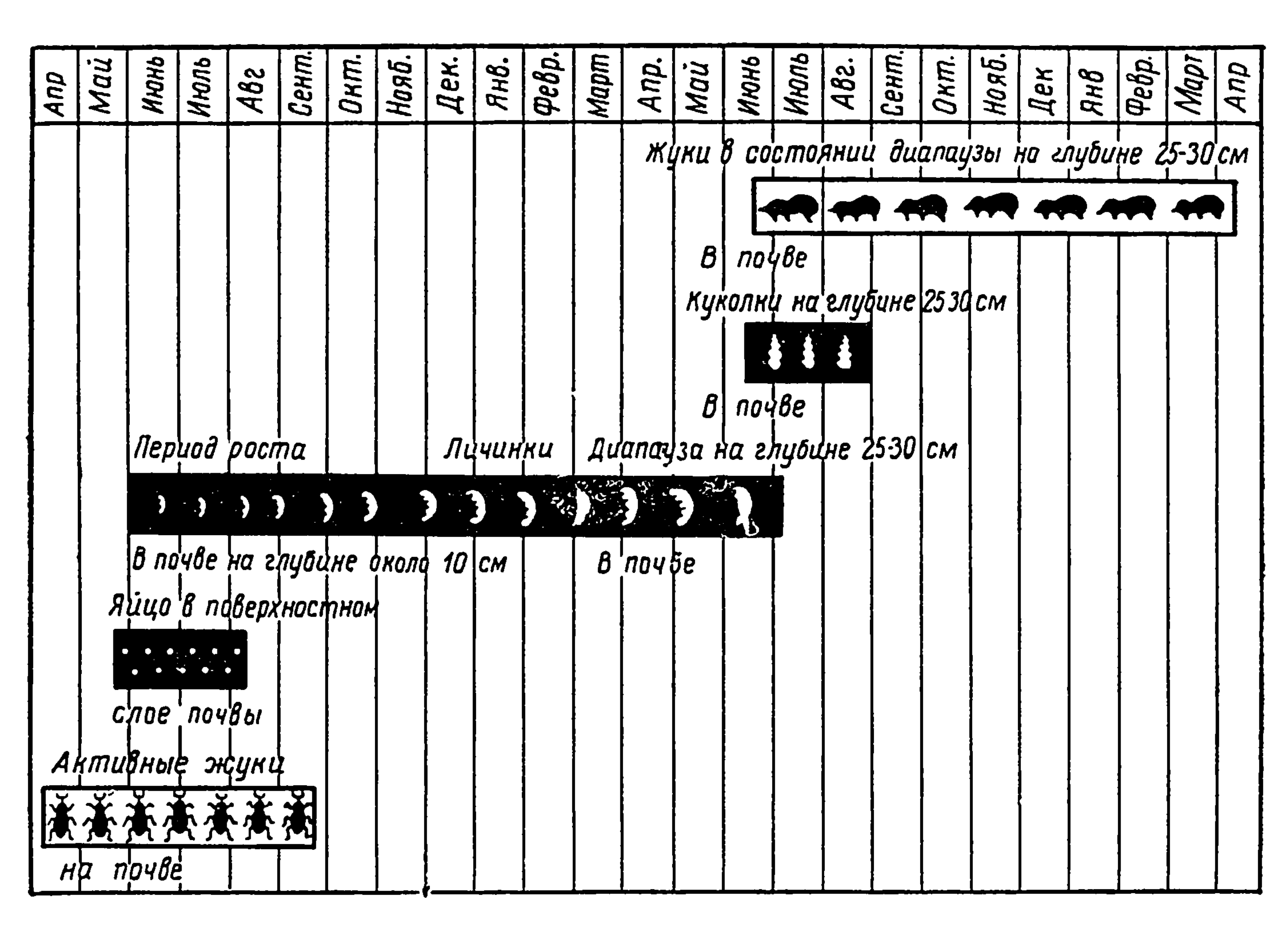
На люцернового слоника по Мюле-Фрёлиху (1951) скашивание люцерны не оказывает отрицательного влияния. Многих долгоносиков, кажется, даже привлекают молодые стебли вновь отрастающих растений. Однако Бонесс считает, что для успешной борьбы с фитономусами и галлицами покос нужно проводить в более ранние сроки: долгоносики в особенности будут захвачены врасплох. Но это поддержит воспроизводство тли *Macrosiphum pisi*, большой любительницы полакомиться молодыми побегами.

В противоположность сачку применяемые нами селектор и всасывающие ловушки позволяют без особого труда изучать последствия скашивания люцерны. За исчезновением цветков люцерны в большинстве случаев следует почти полное исчезновение трипсов, но количество тлей возрастает в какой-то чудовищной прогрессии. Дрозофилы, микрожесткокрылые сапрофаги, проктотрупоидные наездники, грибные комарики, цикадки, ногохвостки, клопы-слепняки становятся заметно многочисленнее. Число

Сильно засоренное поле овса.

Пестрота растительного покрова ставит перед экологом почти неразрешимые проблемы.

хальцидидов держится на одном уровне. Горбатки исчезают. Но нужно различать прямые последствия скашивания и отдаленные: проходит 10—12 дней и микрожесткокрылые и клопы лигеиды изрядно уменьшаются в числе, цикадки и пауки исчезают. Ногохвостки, живущие в припочвенном слое, и клубеньковые долгоносики остаются нетронутыми. В 1952 году потребовалось 4 недели, чтобы



Развитие долгоносика *Otiorrhynchus ligustici* в почве; оно завершается за два года (по Пальмену и др., 1941).

жесткокрылые, клопы и хальцидиды достигли «допокосного» уровня, а затем и превзошли его. Резкое увеличение численности клубеньковых долгоносиков, которое мы также наблюдали, вероятно, отчасти связано с выходом новых насекомых. Цикадки и пауки вновь появляются не раньше чем через 4 недели после покоса.

СТОГА

Стога дают приют богатейшей и совершенно специфической фауне. Протекающие в стогах процессы брожения создают особый микроклимат, который привлекает многих животных. Здесь кишат клещи и жесткокрылые сапрофаги; значительно меньше двукрылых, перепончатокрылых,

полужесткокрылых и особенно ногохвосток. Находят себе здесь убежище и различные долгоносики. Ловушки Барбера дают под стогами уловы, в два-три раза большие, чем на открытом месте, в основном за счет сильноподвижных и влаголюбивых форм (*Nebria brevicollis, Pterostichus vulgaris, Tachinus rufipes, Atheta* и других стафилин), позднее — за счет их личинок и гамазовых клещей, двупарноногих и губоногих многоножек, горбаток и борборид.

Примерно в одном метре от поверхности почвы я нашел в стогах огромные количества сеноедов и дрозофил и вдобавок немало приютившихся здесь же клубеньковых долгоносиков. Если судить по уловам, получаемым при помощи всасывающих ловушек, вокруг стогов вьется множество микрожесткокрылых, наездников, горбаток, тлей и грибных комариков, но нет ни комаров-дергунов, ни злаковых мушек, хотя они и водятся в подрастающей рядом люцерне. Более глубокое исследование стогов, особенно на различных уровнях,— дело будущего.

СХОДНЫ ЛИ МЕЖДУ СОБОЙ ПОЛЯ ОДНОГО РАЙОНА?

Конечно, нет. Но в противоположность тому, что увидел Гейдеман на картофельном поле, характер почвы не оказывает большого влияния на фауну люцерны. Дело в том, что растительность люцернового поля, густая и плотная, сглаживает различия в большей степени, чем растительность картофельного поля. Насекомых здесь, на тяжелых почвах, быть может, и больше, но различия четче выражены между насекомыми, которые живут на почве, чем между теми, что населяют растительный покров. По не установленным еще причинам в фауне двух полей, отстоящих одно от другого всего на несколько километров, могут наблюдаться весьма серьезные количественные различия. Анализ этих различий в зависимости от биотопа лишь начат, а между тем до тех пор, пока не будут выяснены их причины, синэкология не может двигаться вперед.

Конечно, если поля расположены далеко друг от друга, расхождения в их фауне становятся еще заметнее. Но мы не имели возможности проводить сравнения на полях, разделенных большими расстояниями. Только Балог и Локса изучали люцерновое поле с той же тщательностью, что и

авторы немецкой школы, которые провели несколько обследований. Саранчовые никогда не встречались в большом количестве, но все же к югу Германии численность их повышается. Трипсов оказалось несколько меньше в более сухих зонах. Во Франции мы нашли большинство видов, характерных для Шлезвига. Различия были только количественные.

В Сербии и Македонии Танасиевич насчитал 37 видов фитофагов и 8 — божьих коровок, из которых 32 вида встречаются в Германии. Из 156 видов, найденных Балогом и Локсой, 46 попадаются и в Шлезвиге. Но некоторые влаголюбивые группы исчезают с люцерновых полей Венгрии, например, водолюбы и стафилины; божьи коровки, долгоносики и различные сапрофаги (Phalacridae, Cryptophagidae, Lathridiidae) остаются примерно на том же уровне. Пауков и особенно муравьев гораздо больше в Венгрии.

ФАУНА ЛЮЦЕРНОВЫХ ПОЛЕЙ В ВЕНГРИИ

На почве много сапрофагов *Cryptophagus punctipennis, Enicmus transversalis, Melanophtalmus transversalis* и плотоядных *Calathus ambiguus, Microlestes maurus*. В растительном покрове находят фитофагов, таких, как *Apion oestimatum* (258 из 314 собранных фитофагов) и хищников, вроде *Halyzia;* среди полужесткокрылых самые многочисленные *Adelphocoris lineolatus* и *Lygus campestris*. Очень многочисленны муравьи: больше всех *Myrmica ruginodis,* за ними следуют *Formica rufibarbis* и *Leptothorax tuberum*. Среди личинок уже не только личинки долгоносиков, которых так много в Шлезвиге и в Парижском районе,— 50% личинок насекомых составляют гусеницы бабочек, 16% — личинки *Phytodecta* и 17% — личинки божьих коровок. Очень много тлей не встречающегося на наших полях вида *Therioaphis ononidis*.

Изменения, наблюдаемые в Венгрии в течение лета

Май. В растительном покрове много тлей, встречаются бабочки и *Phytodecta*. На почве изобилие муравьев из рода мирмика вместе со стафилинами, мелкими жужелицами и сапрофагами *(Cryptophagus Enicmus, Melanophtalmus)*.

Июнь. В растительном покрове и на почве уменьшается число плотоядных и сапрофагов. Исчезают тли. Вместе с мирмика на почве появляются и муравьи из рода формика. Фитофагов становится больше, чем плотоядных и сапрофагов.

Июль. Резко поднимается кривая численности тлей и их хищников, личинок цветочных мух и божьих коровок. Формика остаются на поверхности почвы.

Август. В растительном слое сильно снижается число личинок фитофагов и муравьев. Тлей становится много меньше, а затем они и вовсе исчезают. Снова появляются плотоядные и детритофаги.

Сентябрь. Растительность приходит почти в полный упадок. Мирмика и формика находятся еще на почве.

В средиземноморской зоне различия выражены с еще большей четкостью. Например, в составленном Джиунки списке из 160 видов насекомых, обитающих на люцерновых полях Италии, можно найти всего три десятка таких, которые встречаются и в Западной Германии. Численность прямокрылых, чешуекрылых, жуков-листоедов, пластинчатоусых и муравьев сильно возрастает. Плотоядных почти столько же, сколько и в Шлезвиге.

ЕЩЕ ОДНА ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КАТАСТРОФА: ОБРАБОТКА ИНСЕКТИЦИДАМИ

Хотя детальнее мы обсудим проблему применения инсектицидов в последней главе, быть может, и сейчас полезно поговорить о последствиях химической обработки в частном случае — на люцерне.

Бонесс с величайшей скрупулезностью сравнил состояние фауны до обработки поля токсафеном (инсектицидом длительного действия, но малотоксичным) и после нее. *По прошествии 5—10 дней численность популяции резко падает, но уже через 4—6 недель потери полностью возмещаются.* Если в это время провести вторую обработку, последует лишь частичная компенсация, причем гораздо позднее; быть может, это связано с тем, что и время года более позднее. На поверхности почвы потери фауны не всегда так велики, частично они вызываются осадками, которые смывают на почву то или иное количество ядовитого вещества. Восстановление затягивается из-за мень-

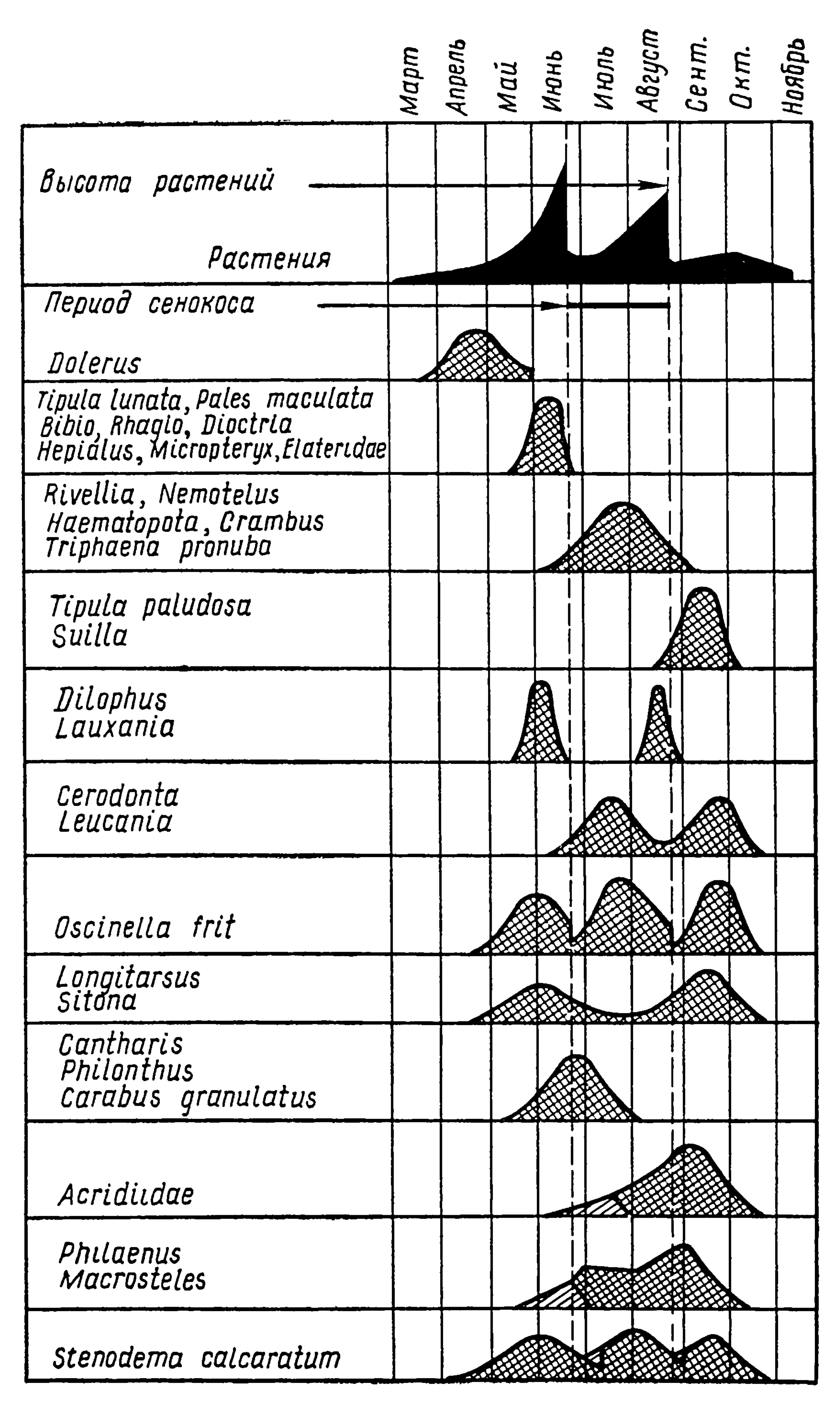
шей подвижности и замедленного развития многих видов мелких насекомых, обитающих на поверхности почвы.

В растительном покрове популяции сокращаются до 50%, главным образом за счет личинок трипсов, а не их взрослых стадий. Тли, личинки семеедов, галлиц и цветоедов оказываются не очень пострадавшими. Ловушки Мёрике дают возможность убедиться, что обработанная зона заселяется насекомыми, прилетающими с соседних полей. Пауков в растительном покрове токсафен истребляет почти полностью или даже полностью. Но на почве они могут выжить. Клещей в растительном покрове становится на 75% меньше, однако очень скоро их число восстанавливается до нормы; совсем нетронутыми остаются клещи на поверхности почвы. Ногохвостки почвы и растительного покрова уничтожаются почти начисто. Сеноеды, например *Lachesilla pedicularis* в стогах, обработанных токсафеном, развиваются, по-видимому, нормально. Трипсы теряют 50—90% молодых стадий, а через 2—4 недели прежняя норма восстанавливается благодаря перелетам из необработанной зоны. Численность клопов, точнее слепняков, снижается до 50—75% исходной популяции, но быстро восстанавливается. Равнокрылые совсем не терпят урона. Особенно чувствительны к инсектицидам жесткокрылые в растительном покрове, их численность может снизиться на 95%, зато на почве они остаются невредимыми. Паразитические перепончатокрылые погибают в больших количествах только в растительном покрове, так же как и двукрылые. Крупные, хорошо летающие мухи *Hydrellia, Agromyza, Oscinella* почти не страдают от инсектицидов — конечно, благодаря своим сильным крыльям; они быстро улетают от опасности, как только начинается обработка.

Картина гибели, естественно, может сильно меняться в зависимости от метеорологических условий (токсафен активен лишь при температуре не ниже 16°), и мы видели, какую роль играет дождь, смывающий яды на поверхность почвы. Степень токсичности зависит и от характера ядов: многие из них гораздо активнее токсафена, но обладают менее длительным действием. Так как некоторые инсектициды, например «системные», отличаются большой избирательностью, мы имеем возможность вызывать в люцерне довольно точно локализованные катастрофы, что открывает перед экспериментальной синэкологией весьма интересные перспективы.

Но чем же отличается люцерновое поле от других полей?

Этот вопрос заслуживает особого изучения уже в синэкологическом плане. Ведь теперь нам совершенно ясно, что многие из перечисленных выше насекомых совсем не навечно «приписаны» к люцерне. И задача в конечном счете сводится к тому, чтобы изучить более или менее недиф-



Численность насекомых на лугу до и после скашивания.
Заштрихованы личиночные стадии (по Бонессу, 1953).

ференцированный фаунистический океан, из которого островами выступают возделываемые поля, скорее даже не островами, а рифами, почти покрытыми прибоем.

Любопытное сравнение можно провести в первую очередь с близким к люцерне бобовым растением — клевером. Каковы же различия между полем люцерны и полем клевера? Они выражены очень слабо. Виды насекомых наполовину одинаковы и здесь и там. Отметим, однако, что фауна люцерны ближе к ассоциациям сухой зоны, а у клевера значительно больше фаунистического сходства с ассоциациями сырых лугов. Например, сухолюбивые и светолюбивые жужелицы тускляки в большем количестве водятся на почве люцернового поля. На почве клеверного поля встречается меньше цикадок, больше жужелиц, меньше стафилин, больше гамазовых клещей. В растительном покрове клеверища меньше тлей, меньше длинноусых двукрылых, больше короткоусых. Различия между краями и серединой — речь идет о поверхности почвы — более заметны на клеверном поле и заключаются в том, что мокриц и ногохвосток много больше по краям поля. В растительном покрове люцернового поля клопов, взрослых форм жесткокрылых и цикадок гораздо больше на кромке, чем в середине; тлей же по краям меньше.

Можно попробовать провести сравнение и с лугом. Эта задача посложнее из-за множества действующих на лугу факторов, большого разнообразия растительного покрова, более долгого срока существования этого покрова, сплошь покрытой растительностью почвы; на люцерне и клевере условия не таковы. Некоторые формы, например *Nebria brevicollis*, почти нигде, кроме люцерны и клевера, не встречаются; исключение составляет луг. Равнокрылые, клопы, листоблошки и прямокрылые встречаются на лугах всех типов в большем числе, чем на люцерновых или клеверных полях.

ПОЛЯ, ЗАСЕЯННЫЕ ДРУГИМИ КУЛЬТУРАМИ

Будь у нас больше свободного времени, мы столь же подробно поговорили бы и о фауне картофельного, ржаного или свекловичного полей, так хорошо изученной немцами. Но, пожалуй, это завело бы нас слишком далеко. Укажем лишь на некоторые особенности *ржаного поля*. Здесь, по Гейдеману, особенности почвы играют немалую

роль. Кстатп, автор сделал интересное наблюдение на узком песчаном участке, примерно в 300 квадратных метров, лежащем в средней части поля с тяжелой почвой; некоторые виды, как, например, золотистая жужелица, совершенно не проникали в зону песка. Это тем более удивительно, что речь идет о бегающих насекомых, которые передвигаются довольно быстро. Как же они — причем всегда безошибочно — замечают изменение грунта или

	Июнь	Июль	Авг.	Сент.
Brachynus crepitans				
Pterostichus cupreus				
Astilbus canaliculatus				
Thrips tabaci				
Aeolothrips intermedius				
Empoasca pteridis				
Eupteryx atropunctata				
Trioza nigricornis				
Aphalara polygoni				
Aphis nasturtii				
Myzus persicae				
Propylaea 14-punctata				
Другие божьи коровки				
Lygus rugulipennis (личинки)				

Виды насекомых, встречающиеся на картофельном поле с июня по сентябрь (по Скугравы и Новаку, 1957).

микроклимата? Кроме того, Гейдеман находит большие различия между краями и серединой поля. Но по сравнению с полем люцерны здесь наблюдается обратная зависимость, и численность фауны гораздо выше в середине поля.

А вот *картофельное поле* поразило Гейдемана главным образом скудостью своей фауны по сравнению с соседним участком (с песчаной почвой): не более 450 особей на квадратный метр и 750 — за пределами поля. Различие существует и между бороздами и гребнями, так как в бороздах влажность выше и они лучше защищены от ветра. Фауна их на 10—20% превосходит по численности фауну гребней. Климатические условия на картофельном поле характеризуются резкими переходами, подобными тем, какие бывают в пустыне. И не приходится удивляться тому, что на краях такого поля фауна богаче, что, очевидно, связано с более или менее удачным переселением насекомых с ближайших к полю окрестностей. Характер почвы — тяжелая она или легкая — тоже важен, он, например, влияет на суточные колебания численности отдельных видов. Вообще же связи между характером почвы и фауной представляются здесь более значительными, чем принято было считать до Гейдемана.

На *свекловичном поле,* исследованном Прилопом, приземный слой беднее растительными остатками, поэтому в нем меньше сапрофагов, но зато много хищников, жужелиц и стафилин. Из жуков доминируют Cryptophagidae. Во время вегетации массами появляются двукрылые, особенно длинноусые. Но, по мнению Прилопа, постоянно и исключительно на свекле обитают лишь очень немногие виды кроме *Atomaria linearis* и *Blitophaga opaca.*

ИНАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СРЕДА. СИНЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОГУЛКА ПО ЛЕСУ

Но существует еще одна среда, среда, где эколог может без особых трудностей осуществить свою заветную мечту — вести наблюдения на совершенно однородном растительном покрове. Такая однородность гораздо чаще создается в лесу, чем на лугу; все знают, что существуют еловые, буковые, дубовые или каштановые леса, иногда раскинувшиеся на больших пространствах. Если говорить точнее, однородность нужно искать в зоне вершин. Ведь у поверхности почвы подлесок часто различается по гу-

стоте и разнообразию видов. А экологи, к сожалению, почти не обследовали зону вершин за неимением средств, позволяющих с достаточной легкостью взбираться на деревья.

Но из-за возрастающего значения древесного материала, имеющего большое применение, очень многие биологи изучали энтомологическую фауну леса в других зонах.

ХИЩНИКИ И ПАРАЗИТЫ

Самые интересные и самые оригинальные из данных, полученных за последние годы (1957—1964), содержатся, по-моему, в увлекательной статье Л. Тинбергена (1960), брата известного этолога Нико Тинбергена, и в коллективном труде, опубликованном Моррисом (1963), крупнейшим специалистом по лесной энтомологии Канады.

Больше десяти лет Тинберген изучал один сосновый лес, в котором часто бывал еще ребенком и птичье население которого знал превосходно. Среди птиц этого леса была большая синица, поедающая личинок на соснах. Тинберген начал с подсчета плотности популяции этих личинок, сняв с дерева какое-то количество ветвей и пересчитав кормившихся там личинок. Подсчитал он и их экскременты, использовав для этого холсты, разостланные под соснами; форма экскрементов позволила даже определить, к какому из трех-четырех интересующих автора видов относятся личинки. А плотность популяции птиц определялась по их утреннему пению (в момент, когда они приветствуют восходящее солнце); лес для этого учета предварительно разбивается на участки. Узнать же, что едят птицы, удалось благодаря непосредственному наблюдению за теми из них, которые поселились в искусственных гнездовьях.

Оказалось, что процент разных видов в уловах резко различается. Можно вычислить коэффициент опасности $N_a = R_A D_A t$, где D_A обозначает плотность охотников вида A, в течение времени t преследующих добычу N вида a. Существует тесная взаимосвязь между опасностью и размером добычи, зависящая, между прочим, и от того, что некоторые гусеницы не по вкусу птице (кстати сказать, многие из них действительно несъедобны). Четкой корреляции между окраской и коэффициентом опасности не было установлено, хотя для одноцветных видов он, по-

видимому, несколько ниже. Но, главное, *когда появляется новый объект охоты, коэффициент* N_a *для него вначале крайне низок, а затем резко повышается.* Тинберген предполагает, что птицы подбирают специальные приемы охоты применительно к данному объекту (specific searching image). *Момент, когда в добыче, приносимой каждым супругом, внезапно появляется в большом количестве новая жертва, примерно совпадает, как будто бы тот из них, кому первому удалось ее поймать, обучил другого методам охоты.* Гипотеза не лишена вероятности: ведь, с одной стороны, супруги часто охотятся парой, а с другой — де Рюите показал, что сойки, охотящиеся на гусениц определенного вида, гораздо лучше находят их после первого улова. Мук и Хейтренс (1960) подтверждают эту догадку Тинбергена и доказывают, что большая синица именно обучается лову сосновой пяденицы. Вот еще один фактор, которого по вполне понятным причинам экологи-математики не могли предусмотреть в своих расчетах.

При этих обстоятельствах мне не ясно, в силу какого предрассудка Тинберген и Кломп стараются показать, как согласуется то, что они наблюдали, с Никольсоновскими кривыми колебаний численности паразита и жертвы. Никольсон предполагал — и это не раз ставили ему в упрек,— что хозяин обладает постоянной способностью к размножению, что техника поиска у паразита или хищника неизменна и проста. А между тем Тинберген и Кломп показывают, что уменьшение плотности популяции хозяина приводит к сокращению ареала охоты, что запас яиц паразита ограничен и что каждая откладка яиц насекомым временно тормозит следующую откладку яиц. Никольсон между тем не допускал возможности ограничения плодовитости паразита и предполагал, что его охотничья активность не зависит от распределения вида хозяина. Более того, в работах Кломпа речь идет только о насекомых, а мы знаем, какие дополнительные трудности возникают при изучении хищничества у птиц.

Проп (1960) тщательно изучил поведение личинок пилильщиков *Diprion* и *Neodiprion* в момент, когда к ним приближается птица: они принимают судорожно-напряженную позу, которая, по-видимому, вызывает нерешительность у птицы и даже у паразитирующего на личинке насекомого. Во всяком случае, перепончатокрылое *Exenterus,* паразитирующее на этих личинках, будто бы реаги-

рует на такую позу, в результате чего снижается коэффициент его воспроизводства. Но у настоящих наездников и у тахин в присутствии тех же личинок наблюдается приспособительное поведение, которое не вызывает отпугивающей позы. Все эти факты, не говоря уже о других, еще не известных нам, в конечном счете показывают, что не стоит возлагать больших надежд на скорое приложение математики к полевой экологии. Да и Моррис (1959) тоже не достиг почти никакого успеха, когда пытался при помощи формул Никольсона объяснить колебания численности двух еловых пилильщиков. Кроме того, Хаффейкер (1958) отметил, что на равновесие между хозяином и паразитом огромное влияние оказывает рельеф участка.

Изучение влияния птиц, болезней и инсектицидов на популяции лесных насекомых было продолжено в ряде работ (опубликованы под редакцией Морриса). Невозможно кратко изложить содержание этого капитального труда, который выдвинул канадскую лесную энтомологию далеко вперед по сравнению со всеми ведущимися в этой области исследованиями. Но все же нужно упомянуть одну интересную работу, авторы которой избрали столь важную и столь мало изученную проблему, как влияние пауков на фауну (Лоуктон, Дерри и Уэст, 1963). Достоверно об этом никто ничего не знает: кажется, пауки, плетущие паутинные сети, ловят в основном летающих насекомых и почти никогда — бегающих или ползающих; предполагается, что на насекомых — вредителей культурных растений нападают главным образом те пауки, которые охотятся без ловчей сети, прямо из засады. В лесах удавалось найти популяции пауков-охотников численностью от 1100 до 7500 особей на 1 ар. Принято считать, что пауки питаются без разбору теми насекомыми, которых больше всего, то есть что их ловом управляет случайность. Но если встряхнуть ветви, на которых могут находиться пауки, охотящиеся на гусениц листовертки, их едва наберется в среднем 2,65—2,34 на один квадратный метр листовой поверхности. Поэтому, чтобы точнее определить значение хищников, прибегли к серологическому методу: подготовили кроликов, впрыснув им вытяжку из гусениц, затем сыворотку, полученную от этих кроликов, соединили с вытяжкой из пищеварительного тракта паука для реакции преципитации. Несмотря на известное несовершенство, опыт заслуживает доверия. Выяснилось, что гусениц ли-

стовертки ловят главным образом пауки-бокоходы, а также пауки-скакунчики и Micryphantidae. Процент пауков, поедавших листоверток, колебался от 6 до 20 в зависимости от колебаний численности вредителя.

ПОЛЕ И ЛЕС

В одной уже давно вышедшей работе (Шовен, 1948) я ставил вопрос: до какого предела доходят различия между фауной возделываемого поля и тем фаунистическим океаном, в который оно погружено? Вопрос до чрезвычайности сложный, потому что синэкологические исследования еще не продвинулись настолько, чтобы открыть возможность таких глубоких сопоставлений. Тем не менее Тишлер (1958) сделал попытку сравнить фауну полей с фауной соседних лесов и извлек из этого сравнения какое-то количество вполне определенных сведений. Пользовался он чаще всего ловушками Барбера. Число видов, пойманных в лесах и рощах, очень велико; это в основном пауки, сенокосцы, мертвоеды, муравьи и скорпионницы; к тому же там наблюдается значительно большее разнообразие видов, чем на возделываемом поле. Но в поле больше жуков-листоедов, да и численность каждого вида выше, чем в лесу. Можно выявить много чрезвычайно любопытных случаев так называемого викариата, когда насекомые разных видов, но близкие по образу жизни замещают одно другое при переходе с поля в лес. Максимальная населенность возделанного поля приходится на летние месяцы, с мая по август, максимальная же населенность леса — на конец лета и зиму. Зеленые изгороди, а главное, лесные опушки служат местом зимовки, и видов здесь — удивительное изобилие по сравнению с тем, что наблюдается в поле или даже внутри леса. Однако во время уборки урожая *насекомые, изгнанные с поля, ищут убежища не на лесной опушке, а на соседних полях.* Часть фауны злаков может, таким образом, перейти на рапс, переместившись туда либо по воздуху, либо «пешком». Шерней (1953) метил жужелиц *Carabus* и *Pterostichus vulgaris* и показал, что они мигрируют, покрывая расстояние в 200 метров всего за несколько недель. Скугравы нашел одного *Pterostichus*, способного продвинуться на 75 метров за 10 дней. *Полевые работы приводят к большой неустойчивости биотопа и оскудению фауны.*

РЕАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

Великолепные работы Морриса и его сотрудников по фауне еловых лесов Канады содержат выводы, представляющие общебиологический интерес; изложить их вкратце почти немыслимо.

Смертность может меняться в разные периоды существования популяции, а из этого следует, что один и тот же уровень разных популяций не о многом говорит: одной популяцией он может быть достигнут в разгаре роста численности, а другой — в период спада. С другой стороны, Коль обратил внимание на мелкие вариации, которые сами по себе не способны за одно поколение оказать существенное влияние, но действие которых может накапливаться на протяжении нескольких поколений. Если, например, смертность елового пилильщика падает до 95%, то это делает весьма вероятной вспышку массового размножения по прошествии пяти лет. Некоторые авторы пытались измерить скорость прироста популяции, иными словами — «нормальную» смертность при отсутствии паразитов, болезней, климатических катастроф. Но приложение этих данных к природе остается очень сложным.

Наблюдения Уэллингтона (1957), которые, без сомнения, станут широко известными, ясно показывают, что популяция не может оставаться совершенно одинаковой в начале и в конце вспышки. Этот автор изучал коконопряда *Malacosoma pluviale,* сортируя в лаборатории молодых гусениц по признаку фототропизма. Он выделяет личинок типа I, очень активных, почти без промедления направляющихся к источнику света, и личинок типа II, которые, как правило, остаются скученными и вяло реагируют на свет, а то и вовсе не реагируют. Оказывается, существуют важные корреляции между этой реакцией на свет и рядом биологических особенностей организма. Общая активность личинок типа I выше, их развитие идет быстрее, они менее восприимчивы к инфекциям, так как, перемещаясь, они не соприкасаются со своими экскрементами; их легко узнать по продолговатой форме коконов (у личинок типа II они короче). В начале инвазии доминирует тип I. На этом основании Уэллингтон отбросил гипотезу о существовании болезни, поражающей якобы только личинок типа II; причина кроется в другом — в различиях поведения, по-види-

мому врожденных. В конце инвазии остаются почти исключительно коконы типа II, а их обитатели так вялы, что им не удается выжить даже в благоприятных условиях.

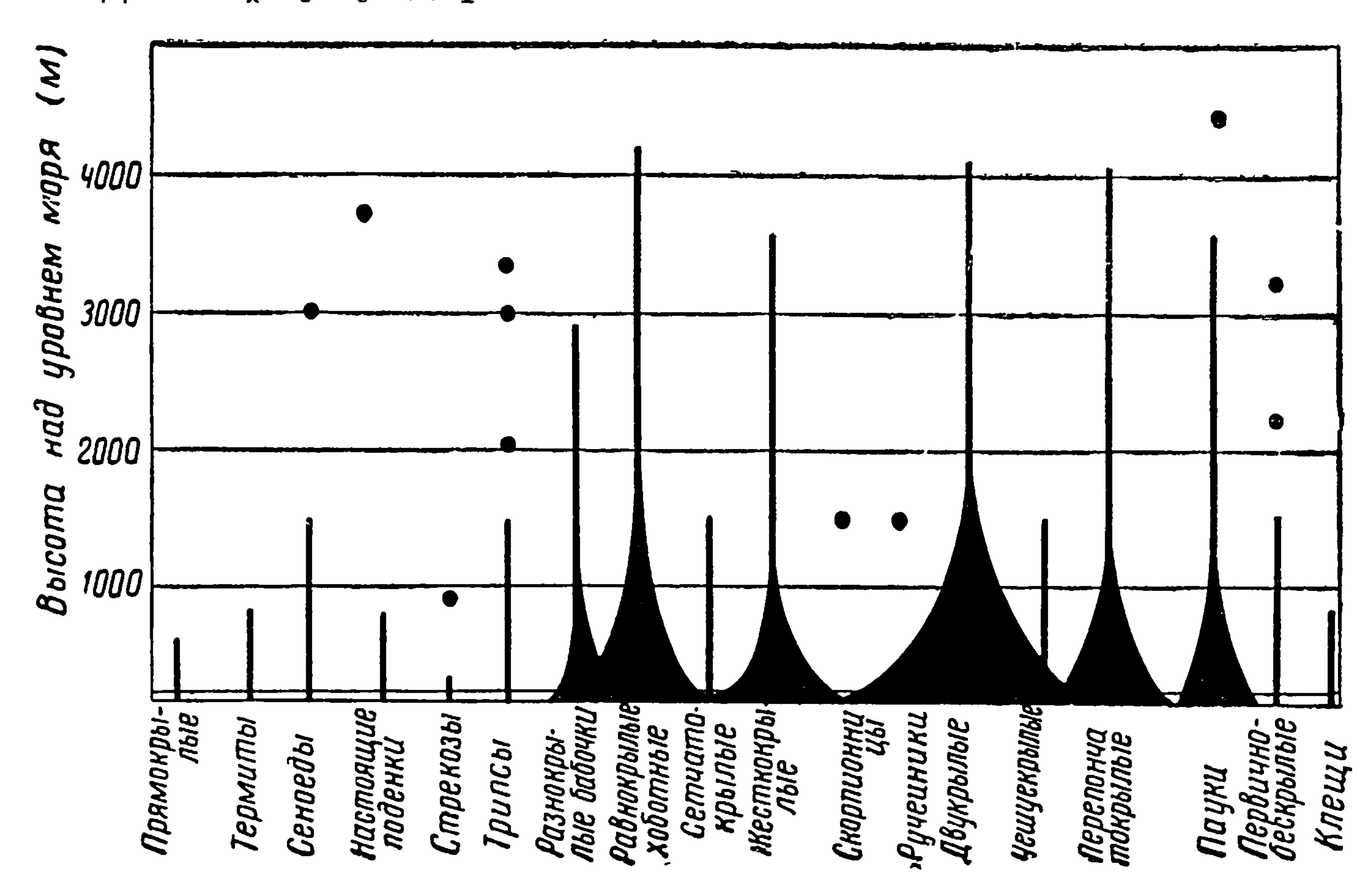
Таким образом, нельзя пользоваться понятием валовой смертности популяции, не уточнив, о каком типе личинок идет речь. Добавим, что, применив тот же простейший прием сортировки по тропизмам, Уэллингтон смог выявить подобные внутренние различия и у других насекомых.

ФАУНА ВЕРШИН ДЕРЕВЬЕВ

Работ о фауне вершин больших деревьев очень мало, что, как мы уже говорили, объясняется чисто техническими трудностями. А между тем биоклиматические условия в этой зоне совсем иные, чем у поверхности земли, а следовательно, и фауна там должна быть совершенно особой. По Хёреготту (1960) 42% фауны на вершине сосны *Pinus silvestris* (в Восточной Саксонии) составляют пауки, 11% — жесткокрылые, полужесткокрылые, в частности клопы; нужно отметить также очень большое количество ногохвосток, причем некоторые их виды можно найти только здесь. Среди пауков преобладают кругопряды, бокоходы, ткачи и скакунчики, среди жесткокрылых — долгоносики и божьи коровки, среди клопов — слепняки.

Лепуэнт (1964) изучал хвойное дерево (можжевельник, кипарис) как место, где фауна находит себе приют и летом и зимой. Его выводы, в высшей степени новаторские, трудно резюмировать в нескольких строках. Оказалось, что иногда насекомых тем больше, чем выше влажность (гидрофильная фауна кипариса); иногда, же, наоборот, их изобилие обратно пропорционально влажности (ксерофильная фауна можжевельника). Причину этого следует искать в разных физических свойствах ветвей, таких, как густота листвы, способность к испарению, нагреванию и охлаждению. С помощью опытов, очень простых, но совершенно новых, которые можно было бы назвать «экологическими», Лепуэнт показывает влияние различных факторов на фауну: влажности и дождя (применяя полив), солнца (затеняя дерево или, наоборот, усиливая его освещенность с помощью зеркал), ветра (устанавливая заградительные щиты). Важна структура дерева, важен и тот факт, что ветви облиствены, так как высыхание приводит к тяжелым нарушениям в растительном организ-

ме. По стволам популяции насекомых передвигаются с почвы на дерево и обратно; наложение клеевого кольца на ствол резко сокращает населенность хвои, причем это касается даже и летающих насекомых, многие из которых (двукрылые), как это ни странно, добираются до вершины, не прибегая к помощи крыльев. Чрезвычайно оригинальная работа Лепуэнта вносит много нового в наш взгляд на фауну деревьев.



Относительная численность насекомых на разной высоте (по Глику, 1949).

ПЕРЕМЕЩЕНИЯ НАСЕКОМЫХ

Здесь, как, впрочем, и вообще в этой работе, я не стану рассматривать миграции насекомых в целом, а поведу речь лишь о некоторых недавно изученных явлениях, которые управляют распределением насекомых в интересующих нас относительно ограниченных средах (на возделываемом поле, в лесу). Обо всем остальном можно узнать из превосходного обзора Шнейдера (1962), посвященного распространению насекомых и их миграциям.

«МИКРОМИГРАЦИИ»

Вот что представляется мне наиболее важным и наименее систематически изученным: *площадь среднего перемещения* насекомых. *В огромном большинстве случаев мы,*

например, не знаем, на какое расстояние — десятки или сотни метров — могут передвигаться при помощи ног насекомые, живущие на возделанном поле. Как же можно при таких условиях серьезно обсуждать вопрос о распределении популяций? Вот еще один источник ошибок в возможных расчетах! Некоторые ученые пытались определить величину перемещений с помощью *радиоактивных изотопов:* Джильес (1961) — для *Anopheles gambiae*, который перемещается меньше чем на полтора километра; Гудвин, Джэйнс и Дэвис (1957) — для *Pissodes strobi*, перелетающего на большие расстояния; Болдуин, Риордан и Смит (1958) — для *Melanoplus*, которые при обильном питании перемещаются всего метров на 30 почти за три недели, а на почве, лишенной растительности, на расстояние до 240 метров за 6 дней.

Роэр (1959) разработал интересный метод мечения гусениц капустницы, примешивая к их корму нейтральную красную краску. Краска передается взрослой особи, и таким образом можно проследить перемещения бабочек. Самцы остаются поблизости от места своего рождения, мигрируют только самки.

Бэйл, Элиасон и Илтс (1962) метили комаров, припудривая их мельчайшим порошком сернистого цинка, сильно флуоресцирующим, что позволило потом легко находить насекомых. Они также давали комарам *Culex terralis* подсахаренную воду с растворенным в ней производным родамина. Находили комаров по ярко окрашенным экскрементам. Но более любопытное наблюдение сделали Джойс и Робертс (1959): на не обработанном инсектицидами поле, если оно находится рядом с обработанным, повышается урожайность культур даже в том случае, когда исключена всякая возможность участия ветра, который мог бы разнести инсектициды. Следовательно, приходится допустить, что *произошло перемещение вредителей к местам, оставшимся пустыми* после применения инсектицидов. В описываемом случае речь идет о хлопковой плантации; авторы действительно установили, что если на поле, не подвергнутом дезинсекции, плотность *Empoasca* и розовых червей не уменьшилась, то зато численность *Hircothrips* снизилась. Фауна данного поля лишь в том случае может быть совершенно независимой от фауны другого, предназначенного для обработки инсектицидами, если оно отстоит от него не менее чем на 150 метров. Не заложено

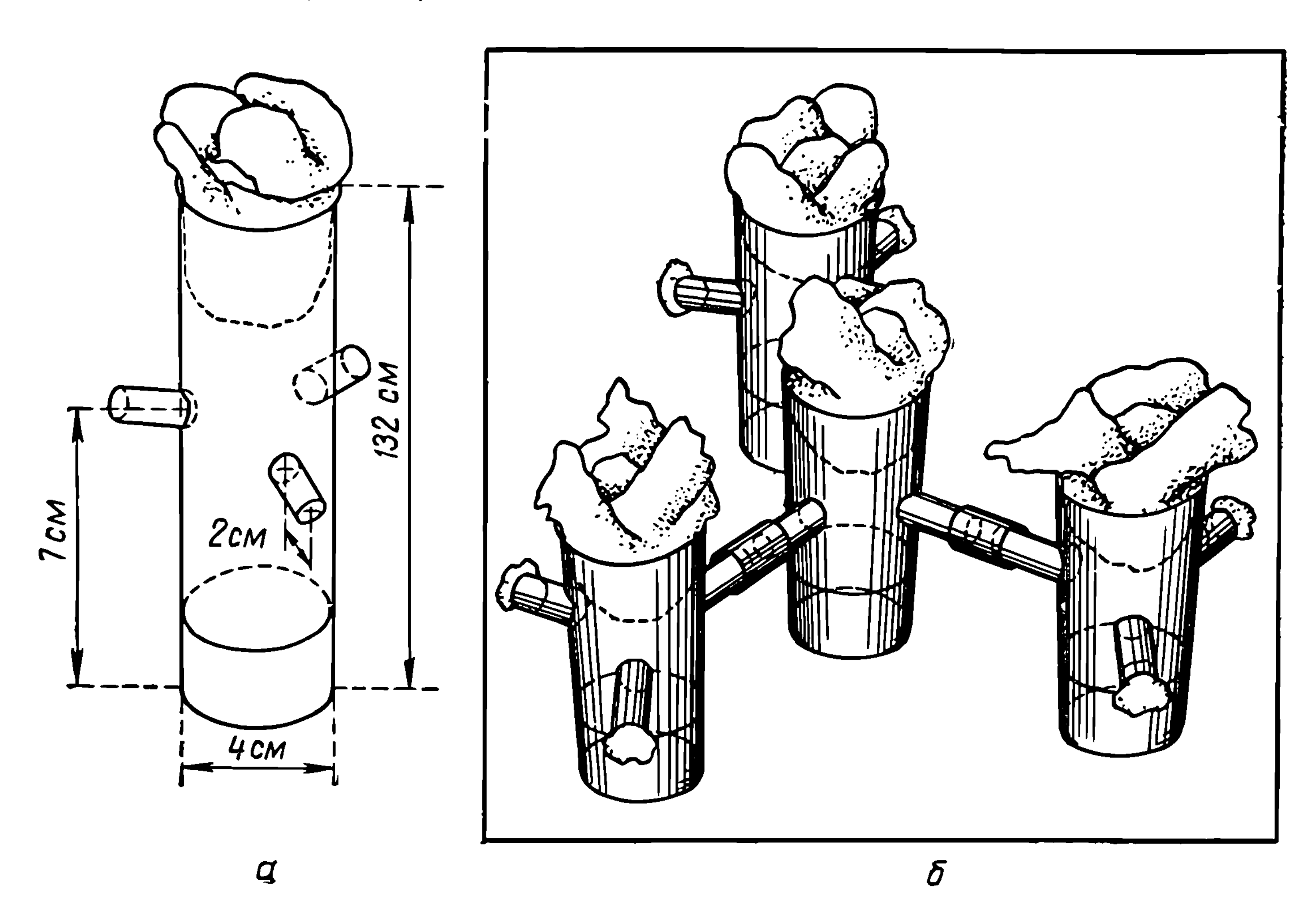
ли здесь начало нового экологического опыта, который, быть может, позволит изучить во всех тонкостях проблему микромиграций — и активных и пассивных? Но надо сказать, что результаты эксперимента Джойса и Робертса на *Hircothrips* выглядят действительно очень странно: если предположить, что трипсы пассивно «дрейфовали» (в воздушных потоках), то почему бы им не дрейфовать дальше, к опустошенной зоне; если же предположить, что «дрейф» активен, то каким же образом трипсы узнали, что место освободилось?

В одной старой работе Флешнер (1950) пытается определить *среднее расстояние*, которое должен покрыть хищник, чтобы иметь шансы завершить свое развитие. Из трех видов личинок, поедающих *Paratetranychus citri*, божья коровка *Stethorus picipes* обследует за 1 час 15 минут площадь 312 квадратных сантиметров, *Conventzia hazeni* — 169, *Chrysopa californica* — 695. А жертва за то же время совершает странствие на 2320 квадратных сантиметрах. Оказывается, чтобы завершить цикл развития, для *Stethorus* достаточно одной жертвы на 6,5 квадратных сантиметрах, а для *Chrysopa* — на 169. Таковы лабораторные данные, которые следовало бы дополнить материалами, добытыми в поле. Это часть тех точных количественных данных, в которых мы испытываем острую нужду, хотя математики и считают задачу решенной.

Особенно важным кажется определение «средней площади странствий» для некоторых видов бабочек, которые, по-видимому, откладывают яйца на растении-хозяине совсем не с такой пунктуальностью, как было принято считать. По Детьеру (1959), личинкам очень часто бывает необходимо уметь вести активные поиски подходящего корма на полосе не менее 50 сантиметров; если они слишком удалены от пищи, смертность их может достигать 80% и даже больше, причем в выборе направления они способны руководствоваться лишь несовершенными показаниями своих чувств и только случайно попадают на растение-хозяина. Поэтому Детьер утверждает, что численность насекомых возрастает на возделываемом поле совсем не потому, что здесь больше растений-хозяев, а потому, что они здесь сближены.

Хенсон (1959) полагает, что можно выделить два типа насекомых: одни сосредоточиваются в одном и том же месте и в конце концов их популяции достигают там «невы-

носимых» плотностей, очень быстро истощая субстрат; у других же склонность к скоплению слабеет, когда плотность популяции чрезмерно возрастает, и они эксплуатируют среду, не слишком ее истощая (автор приводит интересный статистический метод, позволяющий вычислить «коэффициент скопления»). Измерение интенсивности группирования давно уже интересует экологов-математиков. Уотерс (1959) обсуждает применимые в этом случае



Установка для изучения микромиграций дрозофилы.
а — трубка для выращивания одной популяции; *б* — четыре такие трубки, соединенные между собой (по Сакаи, Наризе, Хираицуми и Ияма).

статистические приемы. Не нужно думать, что в *лаборатории или даже в банке с Tribolium* насекомые не перемещаются, и об этом должны помнить те, кто определяет численность популяции, изымая для пробы часть муки. В банке с рисовыми отрубями, где разводят *Ephestia cautella,* все молодые гусеницы находятся в верхних слоях корма. Только начиная с третьего возраста они переползают в средние и нижние слои. Чем выше плотность, тем большее число особей в этих двух последних слоях. Гусеницы, готовые к окукливанию, наоборот, мигрируют в верхние слои (Такахаши, 1961). Некоторые ученые пытались экспериментальным путем

вычислить коэффициент рассеяния. Нэйлор поселял *Tribolium confusum* на муке в круглых коробках, снабженных несплошными радиальными перегородками; это позволяло изучить степень скопления. Если не принимать в расчет пол насекомых, то можно считать, что тенденцию скопляться при низких плотностях популяции имеют имаго. При средней и высокой плотностях популяция распределяется равномерно. Но если учесть пол, то оказывается, что самцы более склонны собираться в группы, а самки — оставаться в изоляции. Автор смог установить, что запах сородичей, в особенности самцов, отталкивает самок, тогда как самцов запах сородичей, и в особенности самок, притягивает. Сакаи, Наризе и Хираицуми (1958) поместили плодовых мушек в систему банок, соединенных трубками. Сначала наблюдалась миграция, носящая случайный характер, затем, когда одна из банок оказывалась слишком перенаселенной,— массовая. Интенсивность миграции разных линий мушек варьировала в пределах 2—14%; в зависимости от линии менялась также и минимальная степень плотности популяции, которая служила для миграции толчком. Уже сейчас можно говорить о плодотворности этих опытов для генетики и экологии.

V

ФАУНА ПОЧВЫ

Но насекомые живут не только в поле и лесу, их пристанищем может стать и другая биологическая среда, например вода, особенно пресная. Мы не будем в нашей книге, посвященной в основном численности животных, подробно говорить о пресноводных насекомых, которые в этом плане до сих пор еще почти не изучались. Другое дело — почвенные насекомые. Органические вещества, в изобилии содержащиеся в верхних слоях почвы, вмещают богатейшую энтомофауну, подверженную воздействию множества факторов — и сельскохозяйственных и климатических. Эта фауна все больше и больше привлекает внимание биологов, так как участвует в образовании гумуса. И хотя наша тема — насекомые, думаю, что следует, не боясь отступлений, поговорить и о других беспозвоночных, также играющих в почве немаловажную роль.

Состав почвы — предмет особой науки, почвоведения, в ее тонкости нам нет необходимости вникать, но все же напомним, что минеральная часть почвы, хотя и значительная по объему, особого интереса для нас не представляет, а вот от органической, постоянно находящейся в состоянии перестройки, зависит жизнь фауны. Органические вещества представляют собой почти единственный источник некоторых необходимых для растений элементов, например аммиачного или нитратного азота, отчасти — фосфора, серы и других. Важную роль играет эта часть почвы и в плане физико-химическом и даже механическом. Ведь именно органические вещества обеспечивают вязкость почвы, позволяют ей удерживать воду, создают в основном ее структуру. А между тем их не так уж много: всего 7% в сухой почве, в то время как на воздух и воду в нормальной почве приходится около 40%.

Почва покрыта более или менее толстым слоем разлагающихся растительных остатков. Особенно много их на невозделываемых почвах и в лесах. Изучение этого слоя в значительной мере совпадает с изучением почвы.

ЗНАЧЕНИЕ ПОЧВЕННОЙ ФАУНЫ

Крайне важно определить величину биомассы, иными словами — узнать общий вес живого вещества, которое находится в почве на площади, равной, скажем, одному гектару. Цифры получаются довольно ошеломляющие. По данным Вейса Фога (1948), на гектаре среднеевропейской почвы содержится 115 500 килограммов органических веществ (сухой вес), из них: 6368 килограммов живых организмов, 11 550 килограммов корней и 97 582 килограмма инертной органической материи, растительных остатков, трупов животных, коллоидов, перегноя и т. д. Любопытно отметить, что вес живой фауны превышает половину веса корней.

Теперь мы постарается поглубже разобраться в деталях строения почвы, так как тип фауны во многом зависит от ее структуры.

СТРУКТУРА ПОЧВЫ И ФАУНА

По данным Кубьены, каждому типу почвы присущи не только определенный состав органических и коллоидных веществ, но и своя особая микроструктура, которая зависит именно от этого состава. Почвы могут быть более или менее пористыми, нет такой почвы, которую не пронизывало бы множество полостей, самых разнообразных по величине. В наименее плотных почвах эти пустоты могут занимать до 75% общего объема. Поры заполнены воздухом или водой, таким образом, в них таится немало самых разных возможностей для существования по крайней мере микрофауны.

Животные, обитающие в одной и той же почве, но одновременно находящиеся в совершенно различных экологических условиях, как бы делятся на две группы. Одни, те, что образуют микрофауну, по размеру не больше миллиметра. Они-то и живут в микропорах, о которых мы только что говорили. Те же, что входят в состав макрофауны, много крупнее; к ним относятся, например, дождевые черви или роющие насекомые. Они выкапывают большие, иногда очень глубокие норы: там они находят достаточно воздуха и влаги для нормальной жизнедеятельности и, по-видимому, меньше зависят от микроструктуры почвы, которую, впрочем, сами же и изменяют, нередко весьма значительно.

Наконец, некоторые ученые сочли необходимым выделить «мезофауну», состоящую из видов более крупных, чем виды микрофауны, и к тому же не имеющих той вытянутой червеобразной формы, какая характерна для беспозвоночных, укрывающихся в почве; в отличие от последних животные, входящие в мезофауну, покрыты более или менее плотным панцирем, подобным тому, какой «носят» клещи.

ГИДРОБИОНТЫ, АЭРОБИОНТЫ

Как я уже говорил, пустоты заполнены или воздухом, или водой. Значит, нужно провести разграничение еще по одному признаку: в порах, насыщенных водой, живут *гидробионты,* в порах, содержащих воздух, — *аэробионты.*

Среди гидробионтов насекомых немного; все это почти сплошь микрофауна: нематоды, простейшие и т. д. В тех случаях, когда условия складываются неблагоприятно, эти животные инкапсулируются — одеваются в толстый панцирь или просто, высохнув, на неопределенное время впадают в анабиоз (состояние замедленной жизнедеятельности). Нет сомнения, что все эти гидробионты произошли от фауны пресных вод, претерпев целую серию приспособительных изменений, которые привели к уменьшению их размеров и сделали возможным их рассеяние разными механическими способами, например с помощью ветра. Следует отметить, наконец, и тесные связи, существующие между гидробионтами почвы и фауной мхов: тот же состав и те же экологические адаптации.

Аэробионты используют бо́льшие по объему пустоты в почве, так как более мелкие обычно заполнены водой. Поэтому нужно крайне осторожно истолковывать цифры, выражающие содержание газов в почве. Как говорит Бессар, «даже при повышенной пористости почва с мелкими порами удерживает больше капиллярной воды и содержит мало влаги, тогда как комковатая структура и крупные поры обеспечивают значительное жизненное пространство, пригодное для существования воздухолюбивых животных». К тому же содержание воздуха в почве совсем не постоянно, оно подвержено резким и значительным колебаниям. Например, вода, просочившаяся после дождя, вытесняет из почвы много воздуха, при этом она заполняет лишь большие пустоты, так как образование пузырьков воздуха в мелких порах создает почти непреодолимые преграды для

циркуляции воздуха. С другой стороны, сильные дожди обеспечивают таким образом частичное обновление атмосферы в почве.

Эта атмосфера обладает довольно своеобразными чертами. Если животные, обитающие на поверхности почвы, дышат воздухом, мало отличающимся от свободного, то на известной глубине содержание углекислого газа поднимается до внушительных размеров — примерно до 10%, содержание же кислорода может упасть до 2%. Кроме того. очень высока влажность: большую часть года она держится между 90 и 100%, по крайней мере в нашем климате, а начиная с глубины 10 сантиметров почву можно считать насыщенной водой (даже в сухих степных почвах на известной глубине сохраняется влажность около 50%). Но из-за того, что здесь царит почти полная темнота, массовое размножение зеленых водорослей или иных живых существ, осуществляющих фотосинтез, невозможно. Очень ослаблены температурные колебания, и атмосфера пребывает в состоянии покоя, так что если появляются продукты брожения, скажем аммиак или углекислый газ, то они подолгу застаиваются в одном месте, так как могут распространяться только с помощью диффузии.

Все почвенные животные, даже аэробионты, гигрофильны, а если среди них и встретятся ксерофилы, то это не исконные обитатели почвы (Бессар). Покровы всех гигрофильных насекомых обычно тонки, водопроницаемы, превосходно приспособлены для кожного дыхания. Да и постоянное трение истончает кутикулу, быстро уничтожает ее поверхностный восковой слой (эпикутикулу). Правда, некоторые животные защищаются от высыхания обильным выделением слизи, но в противоположность гидробионтам они не инкапсулируются и у них нет стадии замедленной жизнедеятельности; постоянно перемещаясь в почве, они нередко способны совершать далекие миграции.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПОЧВЫ

Конечно, содержание воды в почве относится к экологическим факторам первостепенной важности. Кислотность, или, как говорят, pH, не оказывает на аэробионтов такого воздействия, как на гидробионтов. Она влияет главным образом на микрофлору, но, поскольку микрофауна часто развивается именно на микрофлоре, нельзя не принимать

во внимание возможность косвенного влияния pH на микрофауну.

Следует учитывать и химический состав почвы. Например, в засоленных почвах обитает крайне ограниченная по своему составу, но зато очень характерная фауна.

Большое значение имеет также *содержание кальция,* не говоря уже о том, что оно влияет на pH почвы; но сейчас мы о кальции говорить не будем, так как в жизни насекомых он не играет или почти не играет роли, но без него не могут прожить многие животные, например большинство дождевых червей, моллюсков и многоножек.

Очевидно также, что *содержание органических веществ* в почве — пожалуй, самый важный фактор для фауны, так как от него зависят ее кормовые ресурсы. Общеизвестно, что органические вещества почвы не пребывают в состоянии покоя, а проходят цикл последовательных фаз распада, который завершается их превращением в углекислый газ и воду, но процесс этот, по крайней мере в нашем климате, протекает медленно. В почвах же тропической Африки, наоборот, действие микроорганизмов и химические процессы распада ускоряются жарой, а потоки дождевой воды быстро уносят растворимые в воде вещества, нужные для жизнедеятельности организмов. Там, где почва не защищена хорошо развитым растительным покровом, соли кремния неизбежно поднимаются на поверхность, и в результате этого процесса (процесса латеритизации) почва вскоре превращается в твердую каменистую породу, совершенно не содержащую органических веществ.

Во Франции дело обстоит не так. Вот что пишет по этому поводу Бессар: «Параллельно этим цепям распада... в почве проходит цикл превращения органического вещества, который в большей или меньшей степени зависит от прямого влияния существующего эдафона и будет, таким образом, направлен либо в сторону минерализации, либо в сторону гумификации, так как обычно обе тенденции сосуществуют в чрезвычайно изменчивых пропорциях».

ГРУППЫ ЖИВОТНЫХ — ОБИТАТЕЛЕЙ ПОЧВЫ

Хотя эта книга посвящена насекомым, трудно, как я уже отмечал, не сказать несколько слов о других группах животных, населяющих почву.

Кратко о *простейших:* их довольно много в почве, но определить их численность нелегко; питаются они преимущественно бактериями, иногда — детритом, но могут быть одновременно и бактерио- и детритофагами. Они особенно чувствительны к аэрации почвы и ее влажности, но безразличны к pH. В богатых перегноем почвах, например в садовой земле, встречаются в величайшем изобилии.

Среди почвенных червей в первую очередь назовем нематод; их число иногда доходит до 20 миллионов на квадратный метр, во всяком случае, часто их бывает достаточно, чтобы причинять серьезный ущерб, особенно в теплицах. Жизнь их зависит главным образом от органического материала, и поэтому они обитают лишь в поверхностных слоях почвы (по данным Бессара, в верхних пяти сантиметрах находится 90% особей). По режиму питания они бактериофаги, детритофаги и даже фитофаги. В эту группу фитофагов (большей частью Tylenchidae) и входят виды, вредные для сельского хозяйства.

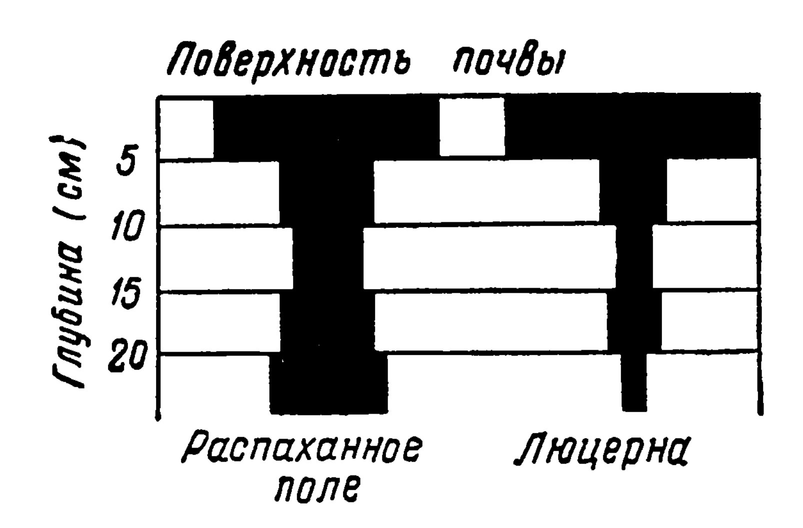
Но *первое место в фауне почвы, бесспорно, занимают дождевые черви.* Они играют главную роль в перемешивании органической массы; справляться с этой работой им помогает большая длина (более двух метров у некоторых видов в жарких странах). Точно подсчитать их количество трудно из-за того, что размещаются они неравномерно, группируясь, по-видимому, в каких-то определенных зонах. Например, на лугах их, вероятно, около тысячи на квадратном метре, так что на гектар приходится 4000 килограммов червей — больше половины общего веса почвенной фауны.

На поверхности почвы черви питаются растительными остатками, которые они уносят с собой вглубь, да еще вдобавок прихватывают и некоторые минеральные элементы. Бесчисленные комочки-жгутики, которые появляются на поверхности почвы,— не что иное, как их экскременты. Представители других видов оставляют свои экскременты под землей, и они скапливаются в галереях, прорытых этими животными, по мере их продвижения. Что же касается результатов жизнедеятельности дождевых червей, то трудно даже представить себе, как велик эффект такого переворачивания земли: в нашем климате оказываются перевороченными 20, а то и 60 тонн земли на гектар, для некоторых влажных тропических районов Кольманшпергер (1956) называет астрономическую цифру — до 210 тонн на гектар!

Нетрудно понять, что эти животные должны привлекать внимание агрономов,— решено было даже создать фермы для разведения дождевых червей. Известны случаи, когда бесплодие почвы являлось следствием одной лишь нехватки дождевых червей.

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Прежде чем перейти к насекомым, в большом изобилии представленным в почве, нужно еще упомянуть о клещах.



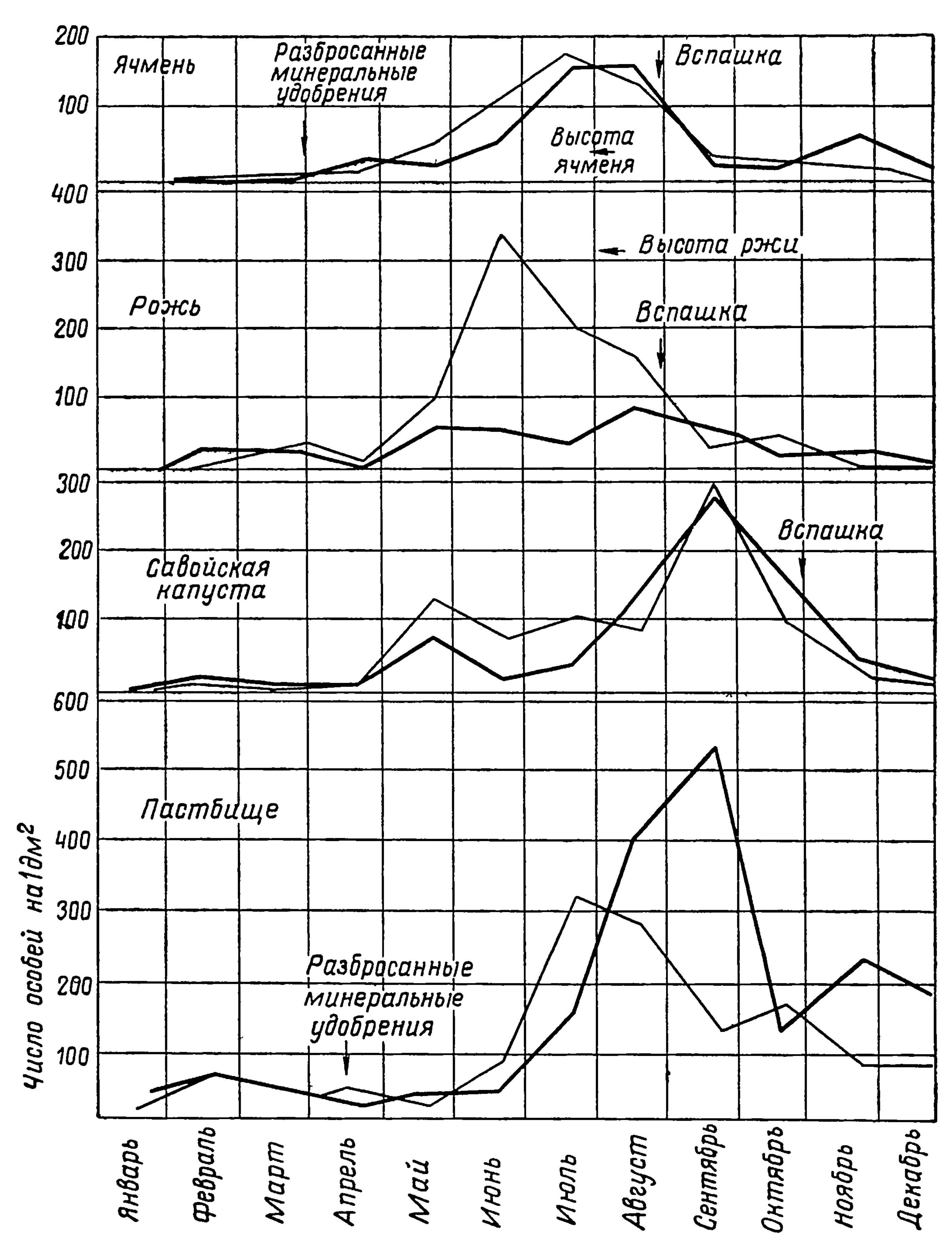
Клещи в почве люцернового поля сосредоточены у поверхности в большей степени, чем в почве вспаханного поля (по Геллеру, 1956).

Особенно много их в лесных почвах — по нескольку сотен тысяч на квадратный метр; не меньше клещей и на лугах, но на вспаханных землях их число падает до 100 или даже 20 тысяч на квадратный метр. Клещи — детритофаги или хищники; очень значительна группа панцирных клещей, на долю которой приходится от 40 до 70% общего веса почвенных клещей и которая весьма активно участвует в разрушении органического растительного вещества.

Многоножки образуют смешанную группу, обильно, но неравномерно представленную в почве. Среди них симфилы обитают на влажных и богатых органическими веществами почвах; их бывает до 5000 на квадратном метре, питаются они исключительно растениями, главным образом растительными остатками, но, случается, поедают и зеленые части молодых растений. Другие многоножки, кивсяки, по образу жизни сходны с земляными червями и питаются также растительными остатками, унося их с поверхности почвы в ее глубинные слои.

НАСЕКОМЫЕ

Очень многие насекомые проводят часть жизни или всю жизнь в почве, но первыми среди них нужно назвать ногохвосток, так как вместе с клещами они составляют примерно 80—95% всей фауны членистоногих. Ногохвостки — насекомые, во многих отношениях чрезвычайно интересные, и в частности потому, что «устойчивы к эволюции». Дейст-



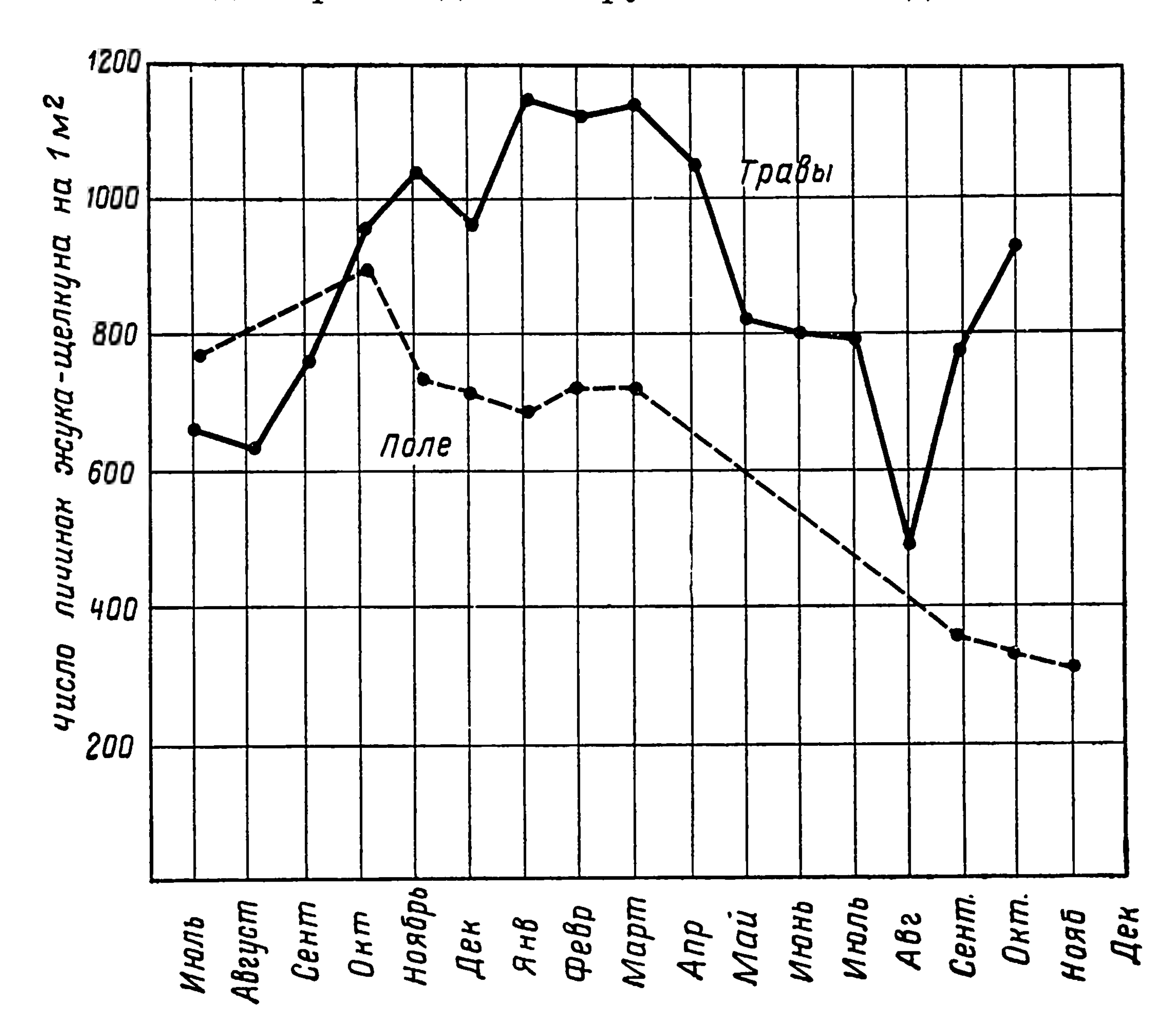
Число ногохвосток (тонкие линии) и клещей (толстые линии) на разных уровнях почвы на полях с различными культурами и в разное время года (по Гаммеру, 1949).

вительно, они составляют, так сказать, всевременную «панхроническую группу», представители которой почти не изменились на протяжении 300—400 миллионов лет, во всяком случае древние представители отличаются от ныне здравствующих только тем, что их антенны на два членика длиннее. Численность ногохвосток подвержена большим колебаниям и может подниматься от нескольких тысяч до 700 000 на квадратном метре в почвах, наиболее богатых органическими веществами. Они почти всегда живут близко к поверхности, и лишь немногие виды приспособлены к жизни в глубоких слоях. Нередки, впрочем, виды, крайне требовательные к экологическим условиям, «что ограничивает распространение каждого вида очень небольшой зоной, и в результате на малом расстоянии можно найти весьма разнообразных обитателей» (Бессар). Деятельность ногохвосток значительно более интенсивна, чем деятельность многих микрочленистоногих, таких, например, как панцирные клещи, и темпы роста и воспроизводства у них тоже намного выше. Поэтому и доля их участия в процессе разрушения органических веществ в почве значительнее. О пищевом режиме ногохвосток трудно рассказать в немногих словах, так как если каждый вид их придерживается строго определенных «блюд», то в целом они, можно сказать, всеядны. «Одни их них — хищники, поедают нематод, коловраток, других ногохвосток и, может быть, еще некоторых обитателей почвы, другие — некрофаги, но огромное большинство видов питается растительной пищей: среди разных типов корма, на которых они останавливают свой выбор, встречаются водоросли, мицелии и споры грибов, цветочная пыльца, бактерии и даже живые и нежные ткани молодых проростков растений (сминтуры)» (Бессар).

В тропических почвах ногохвостки отступают на второй план, вытесняемые термитами, число которых поистине умопомрачительно. По замечанию Грассе, в некоторых районах Африки стоит копнуть землю лопатой, и непременно выроешь термитов. Огромные постройки термитов *Bellicositermes* вмещают многомиллионные колонии особей, непрерывно перемешивающих землю и растительные остатки. Как отметил Бессар, нельзя сказать, что они играют важную роль в образовании перегноя, так как кишечные симбионты позволяют им полностью усваивать органические вещества древесины, которой они питаются. Зато термиты, и это очень важно, постоянно перемешивают частицы поч-

вы, вынося минеральные элементы из глубинных слоев к поверхности и обратно; весьма вероятно, что их деятельность служит сдерживающим началом и препятствием для рокового процесса латеритизации, приводящего к гибели почвы.

В наших краях на почву лесов сходным образом воздействуют муравьи, в частности *Formica polyctena*. Этот копающий вид нагромождает вокруг своего гнезда немало вы-



На возделываемом, засеянном какой-либо яровой культурой поле число личинок жука-щелкуна всегда ниже (штриховая линия), чем на невспаханном лугу (сплошная линия) (по Кокбиллу и др., 1957).

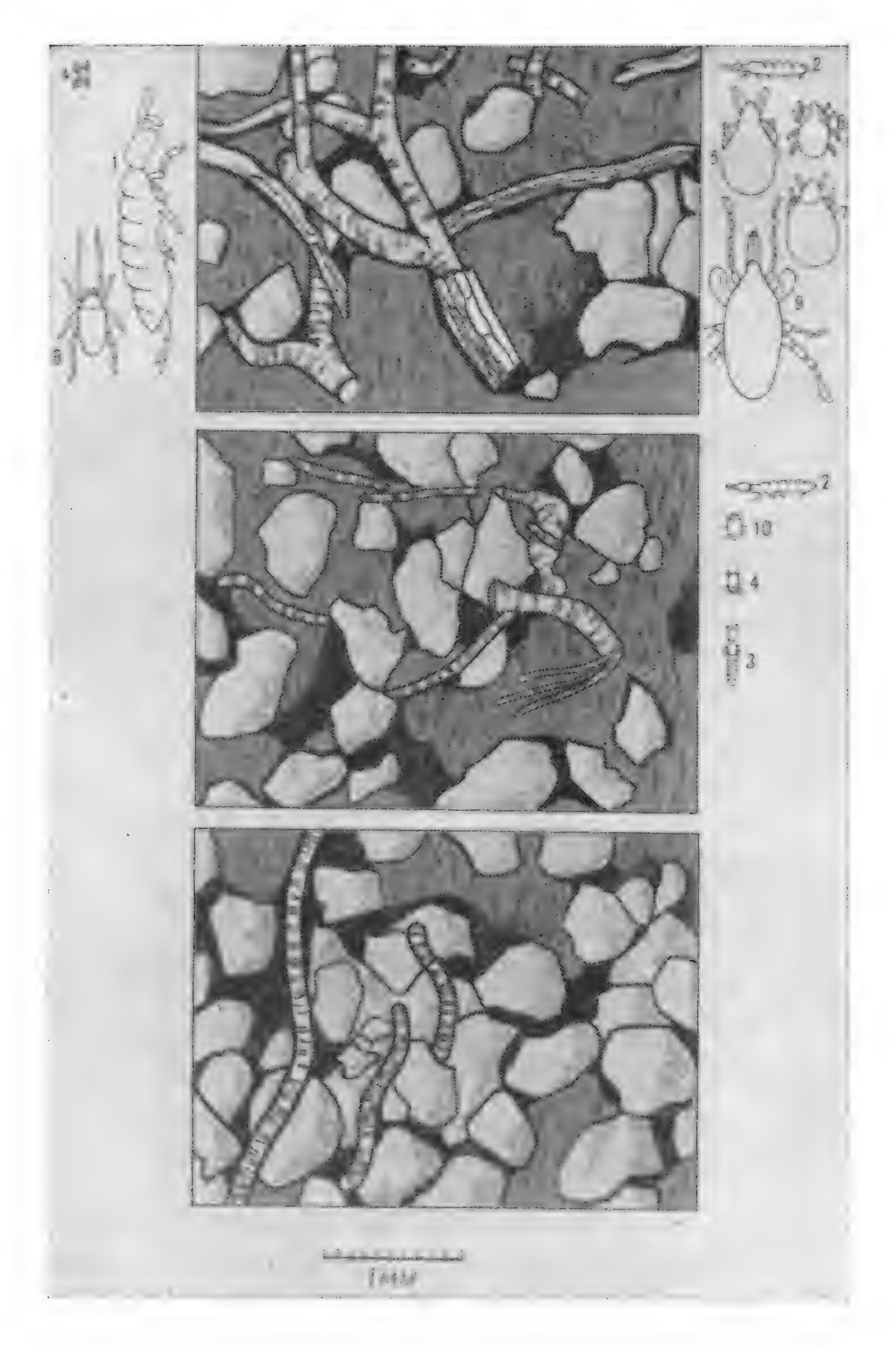
нутого грунта. Я имел случай взвесить песок, вынесенный на поверхность за 3 месяца обитателями одного муравейника; его оказалось 250 килограммов. Огромная груда веточек, из которых состоит купол гнезда, порою бывает выше человеческого роста. Поэтому, когда для борьбы с вредителями лесов было решено развивать «муравьеводство», это вызвало у лесничих некоторую тревогу. Возник вопрос, не слишком ли дорогую плату возьмут муравьи за свое несом-

ненно благотворное воздействие на «гигиену леса»,— ведь их безудержная строительная деятельность будет служить препятствием для образования перегноя. Но в конце концов опасения, кажется, не оправдались: если даже и существует кое-какой вред от муравьев, то он с лихвой искупается большой пользой, которую приносят маленькие строители.

Среди жесткокрылых встречаются виды, живущие в почве не только в стадии личинки, а в течение всей своей жизни: некоторые жужелицы, жуки-стафилины, ощупники, узкотелки, долгоносики. Но большинство видов проводят в почве только личиночный период, нанося большой вред сельскохозяйственным культурам; таковы личинки жуков-щелкунов, получившие название проволочников; «белые черви», или личинки майских жуков; личинки долгоносиков, например *Otiorrhynchus* и *Sitona*, которые питаются клубеньками на корнях бобовых растений. Но есть и плотоядные жесткокрылые, они ищут своих жертв в почве во взрослом состоянии: разные виды жужелиц, стафилины охотятся на других насекомых, моллюсков или земляных червей; мельчайшие виды стафилин, ощупников или сцидменид выбирают себе среди бесчисленной фауны микрочленистоногих добычу подходящих размеров. Немало жесткокрылых питается отбросами и добывает корм в самой почве, если говорить точнее, в ее поверхностных слоях: это *Atheta* (стафилины), Liodidae, Trichopterygidae, многие жуки-щелкуны, взрослые формы навозников и др.

Личинки некоторых видов двукрылых, а также долгоножек и толстоножек, питаются детритом. Д'Агилляр и Бессар изучали поведение личинок толстоножек в различных компостах. Осенью на лесных опушках встречаются огромные скопления этих личинок — по 40—1400 особей; их жизнедеятельность продолжается практически почти всю зиму; окукливаются они в половине апреля, становятся взрослыми в мае. Начиная со второго возраста личинки кормятся за счет опавших и уже начавших разлагаться листьев; впрочем, личинки далеко не полностью усваивают свою пищу, и в их экскрементах можно различить большую часть растительных структур; однако в тех случаях, когда личинки кормятся листьями дуба, содержание азота в экскрементах заметно повышается, а это лишнее доказательство их участия в процессах «гумификации» почвы.

На квадратном метре может быть найдено от 250 до 1000 личинок разных двукрылых.

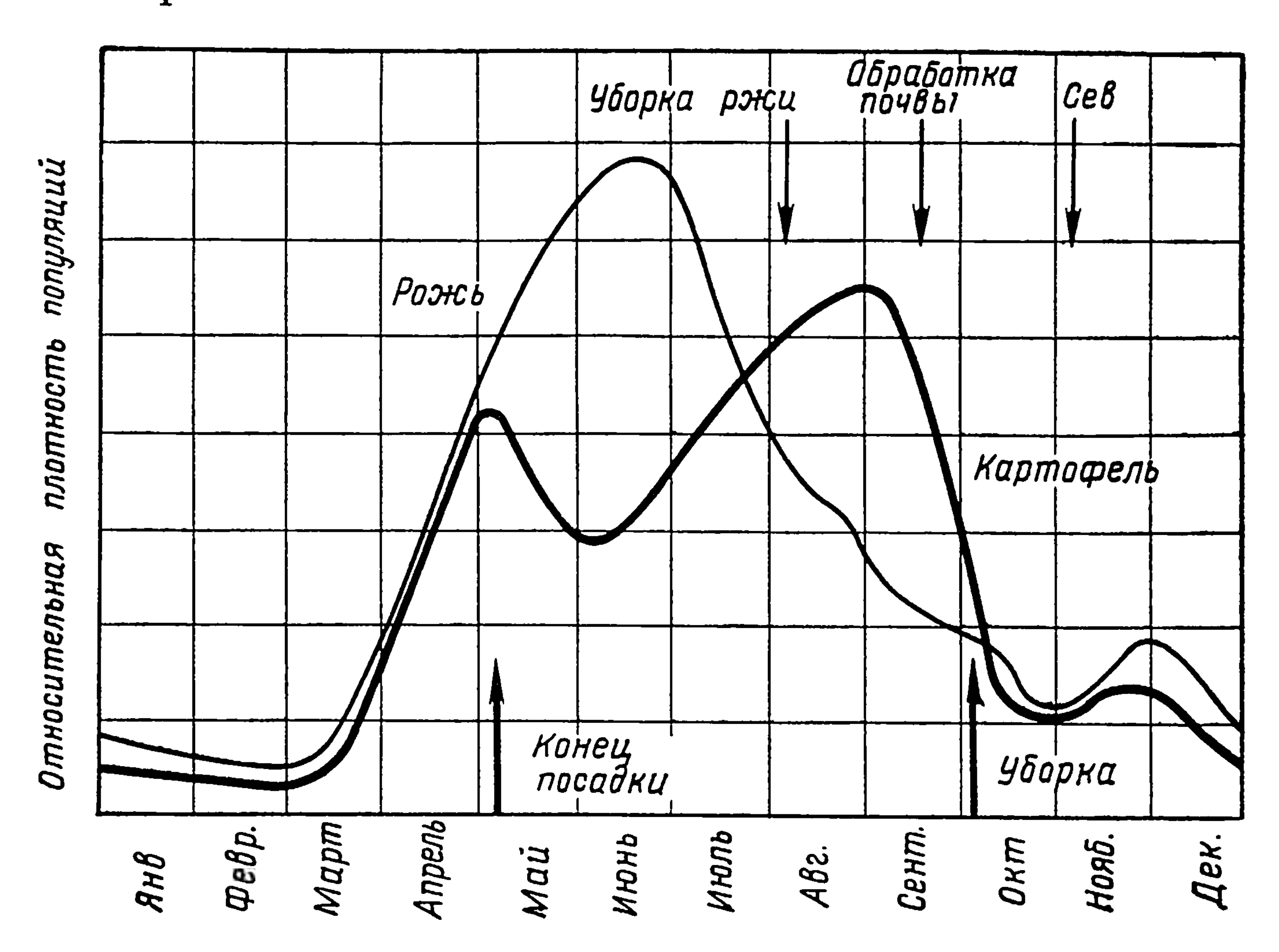


Срезы почвы одного луга в Дании, произведенные на глубине 1; 2,5 и 4,5 *см*

В двух верхних срезах найдены: *1* — *Isotoma viridis*; *2* — *Folsomia quadrioculata*; *3* — *Tulbergia Krausbaueri*; *4* — *Brachychthonius furcillatus*; *5* — *Scheloribates laevigatus*; *6* — *Tectocepheus velatus*; *7* — *Peloptulus phaenotus*; *8* — *Empodes berlesa*; *9* — *Pergamasus runciger*; *10* — *Tarsonemoides belemnitoides* (по Фогу, 1948).

ФАУНА ПОЧВЫ И АГРОТЕХНИКА

Подъем целины, особенно пахота, приводит к серьезным изменениям целинной земли, и в первую очередь к обеднению ее фауны, но вскоре возникает новая фауна, характерная для распаханных и возделываемых земель. Эта фауна может быть довольно богатой и весьма устойчивой, по крайней мере пока применяются соответствующие агротехнические приемы.



Влияние земледельческих работ на численность насекомых, обитающих на поверхности почвы.

На ржаном (тонкая линия) и на картофельном (толстая линия) полях численность насекомых достигает максимума до уборки урожая (по Гейдеману, 1953).

В наше время верхний слой почвы обрабатывается не только плугом, но и такими быстро вращающимися орудиями, как фреза, которые, измельчая почву, способствуют лучшему распространению в ней видов, обитающих на поверхности: ногохвосток, клещей, личинок различных насекомых. Панцирные клещи, которые предпочитают более устойчивые условия, уходят глубже в почву. Интенсивное испарение, вызываемое вспашкой, и особенно измельчение почвы (фрезой) неблагоприятны для гигрофильных организмов; наконец, фрезерная обработка превращается в мас-

совое механическое истребление крупных форм земляных червей, насекомых и многоножек. В силу сложных причин для некоторых вполне определенных видов насекомых характерен иногда после вспашки луга взрыв интенсивного размножения; так бывает, например, с личинками щелкунов, обилие которых гибельно для культур, высеваемых на распаханных лугах или следующих в севообороте за люцерной и другими бобовыми.

О воздействии удобрений на фауну почвы я говорил уже не раз. Оно выражается в обогащении фауны и проявляется даже тогда, когда мы имеем дело с минеральными удобрениями. Причины этого пока не выяснены, но, вероятнее всего, влияние удобрений здесь какое-то косвенное.

РОЛЬ ПОЧВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ

По мнению Франца, почва тем плодороднее, чем богаче ее фауна. Это заставляет нас тщательнее исследовать роль почвенных животных, в частности их роль в образовании перегноя (гумуса).

Не более двух десятилетий прошло с тех пор, как биологи и почвоведы начали изучать тот комплекс очень сложных — и очень полезных — химических компонентов, который обозначают словом «гумус» и от которого почти полностью зависит развитие высших растений. Но мы знаем, что «гумификация осуществляется почти исключительно растительными микроорганизмами, фауна же на этом уровне оказывает лишь стимулирующее воздействие. Гумус вследствие медленно протекающей минерализации, в которой в известной мере участвует и фауна, служит все более обильным источником элементов, входящих в рацион высших растений... Таким образом, почвенные животные играют первостепенную роль в процессах механического и физического распада растительных остатков, и в то же время роль их во всех биохимических процессах при образовании гумуса остается второстепенной» (Бессар).

Подчеркиваю: животные играют второстепенную роль лишь в *биохимических* процессах гумификации. Но есть другие, быть может, не менее важные процессы, где их роль весьма значительна. Речь идет, в частности, о *дроблении* растительных обломков на все более мелкие куски; при этом площадь обломков, составляющих большую часть органического вещества, колоссально возрастает, благодаря

чему ускоряются биохимические процессы. Таков общий закон химии: дробление тела ускоряет воздействие на него какого-либо реактива в тем большей степени, чем мельче частицы, полученные в результате дробления. А сколь успешно дробят эти «живые ступки» — насекомые и другие членистоногие, — ясно показывают цифры: кусочки растений, пройдя через кишечник червя, оказываются не больше двух миллиметров в диаметре, но они уменьшаются до 30 — 50 микронов, выйдя из кишечника ногохвостки, и до 10 микронов — «по выходе» из клещей. Результат процесса можно выразить и по-другому, подсчитав, насколько возрастает площадь поверхности частиц растительных остатков. Дождевые черви увеличивают ее всего на 75%, но после самых мелких членистоногих, таких, как панцирные клещи, это увеличение достигает 500 000%.

Чтобы покончить с вопросом о механическом воздействии фауны на состав почвы, скажу, что не нужно забывать об очень активном перемещении органических веществ и по вертикали и по горизонтали — ведь такое рассеивание могут обеспечить, пожалуй, только животные. Понятно, что при этом разносится изрядное количество минеральных веществ. До какой степени эффективно иногда такое перемешивание, можно судить по работе земляных червей: подсчитано, что за десять лет весь гумусный слой луга по крайней мере один раз проходит через их кишечник!

Но можем ли мы полностью исключить роль животных из биохимического цикла образования гумуса и видеть в них всего лишь какие-то дробильные и перемешивающие механизмы? По-видимому, нет: ведь в экскрементах земляного червя обнаружено явное повышение содержания гумуса. Это явление общее, но часто начало его можно наблюдать лишь по прошествии некоторого времени после выделения фекальных клубочков, и — что уж совсем любопытно — повышение это соответствует активности особых микроорганизмов, зависящих от вида членистоногих. Видимо, пищеварительный тракт оказывает на микрофлору свое, особое для каждого членистоногого, действие, которое возбуждает активность одного компонента и в то же время подавляет активность другого.

Следствие этого — образование особых видов гумуса, характерных для обитающей в нем фауны членистоногих: например Mulls, или сладкие гумусы, соответствуют главным образом фауне дождевых червей, тогда как Moders, по-ви-

димому, обязаны своим происхождением фауне членистоногих. Наконец, Mors, или кислые гумусы, существуют скорее благодаря деятельности грибной флоры. Кубьена провел довольно четкое разграничение типов гумуса и считает, например, появление «Mulls like Moders» результатом деятельности обитающих в почве многоножек (Бессар).

ПЕСТИЦИДЫ И ФАУНА ПОЧВЫ

С учетом всего сказанного и следует теперь рассматривать близкие и далекие последствия воздействия обработок инсектицидами на фауну почвы. Эти обработки могут быть прямыми, имеющими целью «продезинфицировать» почву, и косвенными, то есть происходящими от стекания на почву ядовитых веществ, которыми опыливают растения. Скажем сразу — последствия, судя по тому, что о них известно, катастрофичны, но известно еще далеко не все, в особенности о длительных воздействиях.

Пестициды делятся на фунгициды, гербициды, нематоциды и инсектициды. Химический состав всех этих веществ чрезвычайно разнообразен, более того, к ним ежегодно прибавляются все новые и новые препараты. В большинстве случаев (мы увидим ниже, что эта трагедия касается в основном инсектицидов) у нас нет кадров, а главное — нет времени, чтобы изучить все последствия применения инсектицидов, тем более далекие его последствия. По словам Д'Агиляра (1964), к настоящему времени известно лишь, что фунгициды и гербициды как будто бы не оказывают влияния, по крайней мере непосредственного, на фауну почвы. Нематоциды истребляют сплошь всех нематод, и вредных и безвредных. А инсектициды — яды общего действия, они убивают не только насекомых, но и земляных червей. Например, по данным Гоффара (1949), через два месяца после обработки паратионом на всем обработанном участке нельзя найти ни одного живого земляного червя. Другой препарат, севин (это его коммерческое наименование),— сверхсильнодействующий даже в самых малых дозах «люмбрицид» («убийца червей»), хоть его и используют в качестве инсектицида.

Но хуже всего то, что синтетические инсектициды очень долго сохраняются в почве, значительно дольше, чем на ее поверхности. Таково свойство препарата, давно уже применяемого в качестве инсектицида, — гексахлорциклогексана,

или ГХЦГ, немного лучше изученного, чем другие, благодаря его почтенному возрасту. Д'Агиляр поместил в чаны землю с полей, за несколько лет до этого обработанных ГХЦГ. Если разводить в такой земле личинки щелкуна *Agriotes*, каждый раз неизменно наблюдается их высокая

Новейшая машина, которая дает возможность быстро и точно распылять инсектициды и гербициды.

смертность. И странное дело — выше всего смертность оказалась в земле, подвергавшейся обработке за три года до опыта. В связи с этим возник вопрос о продуктах распада препарата, которые, должно быть, образуются очень медленно и, вероятно, более токсичны, чем сам инсектицид. Кутюрье наблюдал также очень высокую смертность у личинок майского жука, вышедших из яиц, которые были отложены в почву, обработанную ГХЦГ за два года до этого.

После внесения в почву ГХЦГ (от 4 до 25 килограммов на гектар) численность фитофагов и хищников сильно убывает. Меньше становится и сапрофагов, хотя при слабых дозах их может стать даже больше. От обработки поля препаратом не страдают ни земляные черви, ни нематоды, тогда как личинки щелкунов и взрослые жужелицы, передвигающиеся по поверхности почвы, погибают (Григорьева, 1952). Более детально наблюдал это Шилс (1955). Он применял ДДТ, ГХЦГ и смесь обоих препаратов в дозах по 1,35 килограмма на гектар (75—80% действующего начала для ГХЦГ). Результаты показаны в таблице 16.

Таблица 16

Последствия применения инсектицидов, %

	Ногохвостки	Клещи *Mesostignata*	Панцирные клещи
Контрольные участки	100	100	100
Обработанные участки:			
ДДТ	200	40	40
ГХЦГ	40	30	30
ГХЦГ + ДДТ	90	10	10

Ногохвостки, размножившиеся после обработки ДДТ, принадлежали в основном к виду *Tullbergia crassicuspis*. Эту курьезную вспышку размножения сопоставили с массовым появлением *Metatetranychus ulmi* на растениях после опрыскивания этим же препаратом. Напоминаю, что Кюнен и Гюк объясняют возрастание популяции клещей не только истреблением их хищников, но и прямым стимулирующим действием препарата на откладку яиц (в следующей главе мы убедимся в том, что, как ни парадоксально, инсектициды благотворно влияют на развитие вредных насекомых).

Это воздействие исследовали на ногохвостках. Эренгардт, например, пропитал пестицидом фильтровальную бумагу, которой было выстлано дно чашек Петри; тот же инсектицид примешивали к земле, в которую помещали ногохвосток. Несмотря на использование различных ядов, ни в одном случае не наблюдалось никакого благотворного

воздействия. Д'Агиляр пробовал продолжить те же опыты на *Onychiurus ghidini*, но с тем же результатом. А в природе такое воздействие все-таки существует, хотя объяснения ему и не найдено; вначале думали, что яды быстрее действуют на врагов ногохвосток, чем на них самих; однако опыты показали высокую чувствительность самих ногохвосток. В 1951 году Келлер исследовал много проб, последовательно бравшихся после опрыскивания ДДТ; большая часть почвенной фауны исчезает после обработки; новое заселение участков происходит очень быстро и начинается с периферии. Следует ли в таком случае предположить, что скорость восстановления численности ногохвосток выше, чем у других насекомых? Утверждать это еще рано, хотя известно, что она различна для разных видов. Но мы до сих пор не так уж много знаем об этом. Полезно бы, например, проверить, как идет образование гумуса после обработки почвы очень малыми дозами инсектицидов. В этом вопросе, как и вообще в проблеме обработки растений инсектицидами, мы находимся в положении того бедняги, который выпустил джина из бутылки.

Инсектициды или любые другие химические вещества можно с большой точностью использовать в исследованиях.

Оператор не только контролирует дозировку инсектицидов, но и наносит их на тот или иной участок тела насекомого.

VI

ВОЙНА С НАСЕКОМЫМИ

В книге, посвященной миру насекомых, нельзя не сказать об одной из основных их черт: насекомые противостоят людям. Конечно, какой-нибудь горожанин, прочитав это, улыбнется — ну, как могут насекомые, эти козявки, всерьез угрожать человеку, вооруженному передовой техникой? А если это все же так?.. Достаточно вспомнить о таких нежелательных гостях, как блохи, вши, клопы. «Как? — удивится он.— Разве инсектициды, вроде ДДТ, не расправились с ними уже давным-давно?» В том-то и дело, что нет! Действительно, с открытием инсектицидов проблема, казалось бы, была разрешена, но насекомые не дремали, *они приобрели устойчивость к инсектицидам* аналогично тому, как это произошло у бактерий по отношению к антибиотикам. И причина та же, что и у бактерий, — огромная плодовитость. Насекомые откладывают множество яиц, и некоторые из них *могут быть или могут стать* устойчивыми к ядам. И от таких яиц пойдет бесчисленное потомство, против которого самые разные яды будут бессильны. Я надеюсь, читатель разрешит мне сделать небольшое отступление. У выделенного курсивом «могут быть или могут стать» имеется пренеприятнейший подтекст.

ОТСТУПЛЕНИЕ, В КОТОРОМ РЕЧЬ ПОЙДЕТ О ТОМ, МОЖНО ЛИ ВСЕ ОБЪЯСНИТЬ С ПОМОЩЬЮ ГЕНЕТИКИ

Прекраснейшая наука — генетика, но вопреки утверждениям некоторых ее страстных приверженцев в рамки этой науки не укладывается вся биология в целом. Надо быть очень осторожным в обращении с ключами, которые (по словам их изобретателей) отпирают все замки! В таких случаях речь часто идет о голословных объяснениях или утверждениях, по сути своей не поддающихся проверке. В качестве примера мне бы хотелось привести инсектициды. Уже и широкой публике становится известно, что в инсектицидах мы имеем дело с молекулами, не существующими и никогда не существовавшими в природе. Они созданы

химическим синтезом, то есть путем, в достаточной мере далеким от естественного. А между тем факт налицо: организм насекомых, никогда на протяжении 300 миллионов лет эволюции не встречавшийся с подобными веществами, умудряется за несколько лет, а иногда и месяцев создать линии, устойчивые к ядам. Классическое объяснение таково: если предположить, что каждая особь откладывает огромное количество яиц, то всегда есть шанс, что одно из этих яиц будет представлять именно такую мутацию, которая способна устоять против неведомого яда, и ничто не помешает этому яйцу дать начало новой линии.

От внимательного читателя, конечно, не ускользнет, что подобное объяснение великолепно в любом случае. По существу оно означает, что в хромосомах насекомых содержится *заранее заложенный* ответ на *все* вопросы; это верно как для насекомых, так и для прочих организмов при условии, что они достаточно плодовиты, и применимо не только к прошлому, *но и к будущему!* В такой форме генетическая гипотеза явно непомерно претенциозна. Я лично думаю, что эту задачу не стоит считать решенной априори — нужно серьезно исследовать механизм создания устойчивых форм. Быть может, способность привыкать к ядам, «митридатизация» [1], свойственна лишь особям, а на вид не распространяется? Но ведь у насекомых эта приобретенная способность передается по наследству.

ПРОБЛЕМЫ, СВЯЗАННЫЕ С ИНСЕКТИЦИДАМИ

Проблема устойчивости — не единственная, но одна из самых важных проблем, возникающих в связи с инсектицидами. Устойчивость развивается не только у паразитов человека, но в той или иной мере у всех насекомых, долго и упорно подвергаемых обработке синтетическими ядами. Комары — вот еще один очень серьезный пример, когда насекомые проявляют способность разрушать планы человека. Знаете ли вы, что малярия вновь готова возвратиться в обширные зоны, откуда ее считали изгнанной навеки? Ну

[1] По преданию, Митридат Евпатор, царь Понта и Босфора (II—I вв. до н. э.), в молодости, постоянно борясь с интригами и заговорами придворных, изучил ядовитые растения и настолько «освоился» с самыми сильнодействующими ядами, что мог не бояться их действия. — *Прим. перев.*

что, действительно, делать, если насекомое, носитель возбудителя, снова размножается в огромных количествах?

Примеров такой устойчивости столько, что привести их все просто немыслимо, тем более что это, вероятно, общее явление. Но некоторые очень старые примеры весьма поучительны: калифорнийская щитовка, приносящая особенно много вреда, стала за несколько лет устойчивой даже к такому сильнодействующему яду, как синильная кислота. В Швеции (город Арнас) некоторые мухи стали настолько устойчивыми к ДДТ, что дозы, в 200 раз превышающие обычную смертельную дозу, не причиняют им вреда. Остается добавить, что возникновение устойчивости к отравляющим веществам сопровождается рядом изменений, например появляется способность переносить сильную жару, далеко превышающую нормальные пределы, изменяются даже пропорции тела и морфологические особенности.

Эмпиризм, царящий в области применения инсектицидов,— явление чрезвычайно опасное, некоторые его последствия мы рассмотрели, когда говорили о фауне почвы. С основной его причиной трудно бороться, так как она носит коммерческий характер: огромный наплыв новых препаратов, ежегодно заполняющих рынок, намного превосходит возможности научно-исследовательской работы. И если некоторые из быстро проявляющихся последствий, такие, как острые отравления млекопитающих, хорошо известны, то о длительных воздействиях, в частности о степени стойкости препаратов в почве, мы не знаем еще почти ничего.

К тому же ненадежность методов сбора насекомых, о чем я уже не раз упоминал, отражается и на состоянии наших сведений об инсектицидах. В этой связи можно посетовать на равнодушие многих, слишком многих исследователей, которые, изучая инсектициды, не считаются с мнением экологов. Конечно, они соглашаются с тем, что прогресс в создании новых препаратов зависит от точности определения числа насекомых в популяции. Но, признав это, они мало заботятся о том, чтобы принять участие в работе. Слишком уж легко они удовлетворяются самыми грубыми подсчетами. И все же в определении численности тлей и кокцид были отмечены явные успехи. Но здесь мы имеем дело с простейшим случаем — эти насекомые либо совсем не сходят с места, либо весьма малоподвижны, благодаря чему их нетрудно сосчитать. Эмпирический характер науки об инсектицидах прекрасно иллюстрируют исследования

Шабуссу, четко показавшие, что в известных случаях так называемые яды могут оказаться весьма полезными для насекомого, благотворно влияя на его обмен и повышая плодовитость.

ЯДОХИМИКАТЫ И КЛЕЩИ

В качестве примера Шабуссу использовал размножение клещей, но немало известно и других случаев, когда насекомые после обработки ядохимикатом откладывают больше яиц. Так, Шабуссу рассказывал мне, что он получил много ненормально больших яйцекладок колорадского жука после того, как его самки кормились листьями картофеля, опыленными различными инсектицидами. Нужно лишь переждать несколько дней после обработки, прежде чем дать им этот корм; токсичность препарата исчезнет, но в листьях останется «нечто», безвредное и даже полезное для насекомых. Совершенно так же благотворно действует на размножение тли инсектицид севин.

Исходя из этого, проанализируем явление, которое Шабуссу назвал «трофобиозом» (я предпочел бы назвать его «токсотрофией», но не будем ссориться из-за слов). Установим, во-первых, могут ли пестициды оказывать какое-либо действие на растение, и, во-вторых, вредно или полезно для насекомых оказываемое ими действие.

Что касается первого вопроса, то ряд простых наблюдений подсказывает утвердительный ответ. Самая первая проверка, которой подвергают свой новый препарат его изобретатели, прежде чем пустить его в продажу,— это проверка на *нетоксичность по отношению к растению*. Приходится признать, что во многих случаях *растение не только не повреждается, но, напротив, становится более упругим и зеленым*. Это явление известно всем, но лишь совсем недавно оно заинтересовало ученых. Интересны выводы, к которым пришел Шабуссу со своими сотрудниками. Виноградники были обработаны серией инсектицидов и фунгицидов (среди них ДДТ, паратион, фосдрин, севин, коллоидная сера), а затем на листьях были проведены различные количественные анализы, в первую очередь на белковый азот, затем — ряд неорганических анализов на общий азот, фосфор, калий, кальций и магний. Было установлено, что «на пяти опытных площадях из шести, обработанных ДДТ, и на четырех из шести, обработанных фосдрином, содержа-

ние белкового азота оказалось выше, чем в контроле. Хотя различия в содержании калия статистически и не столь значительны, как в содержании простых белков, все же и здесь отмечается повышение — сильнее при обработке ДДТ и слабее при обработке севином и фосдрином».

Словом, все эти яды приводят к глубоким изменениям в обмене веществ растения. Так, наблюдения Шабуссу и его сотрудников подтверждают мнение других авторов, например Родригеца, считающего, что ГХЦГ вносит глубокие изменения в процентное содержание азота, калия и фосфора в листьях фасоли, сои и хлопка; то же наблюдается и в листьях картофеля после обработки их ДДТ, диельдрином и ГХЦГ. Кроме того, было установлено, что и без непосредственной обработки, *от одного только внесения в почву ДДТ повышается содержание сахара и азота в листьях фасоли и сои.*

Благоприятно или неблагоприятно для вредителей действие инсектицида на растение? Столько раз приходилось наблюдать благотворность обработки растений инсектицидами, что просто непонятно, почему эти наблюдения уже давно не привлекли более пристального внимания ученых.

Подробно разбирать здесь всю литературу по этому вопросу было бы слишком утомительно; скажем лишь, что вспышки массового размножения клещей были отмечены на яблоне и на орешнике вслед за обработками растений ДДТ, на фасоли — после обработки ее линданом и малатионом, на винограде — после обработки сложными фосфорными эфирами и т. д. Как говорит Шабуссу, для этих вспышек характерно, что они наблюдаются у многих видов клещей на самых разных растениях — и однолетних и многолетних — и вызываются инсектицидами, относящимися к различным химическим группам и не имеющим между собой ничего общего; например, фунгициды, или противогрибные препараты, предназначенные для поражения организмов, абсолютно отличных от насекомых, тоже благоприятствуют массовому размножению красных паутинных клещиков. А между тем молекула фунгицида ничего общего с молекулой инсектицида не имеет.

Это удивительное явление до сих пор объясняли тем, что после обработки погибают враги клещей, более, чем они, чувствительные к обычным ядохимикатам. В частности, речь шла о *Typhlodromus,* самом опасном враге клещей. Но ДДТ, по Рамбье, совершенно безвреден для *Typ-*

hlodromus, а самые интенсивные взрывы массового размножения клещей связаны именно с обработкой ДДТ. С другой стороны, в некоторых случаях такие взрывы бывают вызваны просто обильным удобрением почвы, резко изменяющим химический состав растительности; непонятно только, какой вред оно может причинить *Typhlodromus*. Впрочем, некоторые авторы с большими оговорками говорят о роли, приписываемой *Typhlodromus*, так как считают, что он нападает на клещей только в лаборатории, в естественных же условиях — очень редко или совсем никогда[1].

Высказывалось также предположение, что вещество, считавшееся отравляющим, *непосредственно* воздействует на клещей, повышая их размножение. По-видимому, такое явление характерно не для всех ядов. Например, паратион убивает клещей — это вполне установленный факт,— а вместе с тем, как и многие другие препараты, он приводит в действие механизм массового размножения тех же клещей.

Еще в 1948 году Чепман и Аллен показали, что действие ДДТ на растения сравнимо в известной мере *с действием ростового вещества*, причем «благоприятную» реакцию растений можно наблюдать лишь при определенных концентрациях ДДТ. При более высоких дозах растения хиреют и у них начинается некроз тканей, как это часто бывает при злоупотреблении растительными гормонами. Относительно инсектицидов группы сложных фосфорных эфиров Гаскэт полагает, что они оказывают сильное и длительное действие на такие ферменты растений, как пероксидазы, что, понятно, может вызвать ряд последовательных изменений в обмене веществ. Труднее объяснить действие фунгицидов, так как, по словам Гаскэта, «априори представляется странным, что соединение, по сути своей токсичное (для растений), истинный фунгицид, может оказать благотворное действие на состояние всего растения в целом». Это еще как-то понятно в том случае, когда фунгициды содержат серу, как, например, каптан: «возможно, что при распаде каптана выделяется сера», а она-то как раз и может благотворно действовать на растение.

Шабуссу напоминает, что повышение содержания азота всегда означает увеличение содержания протеинов, веществ, наиболее важных для питания всех фитофагов.

[1] С этой точкой зрения не все специалисты согласны. — *Прим. ред.*

Но если наука об инсектицидах и не пренебрегает физиологией, то зато она недопустимо мало внимания уделяет экологии и учению о численности популяций. Поэтому мы придаем большое значение иным методам борьбы с насекомыми, методам, целиком основанным на тех отраслях науки, которые не приняты во внимание специалистами по инсектицидам.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ БОРЬБА

Прекрасная мысль — использовать хищных и паразитических насекомых для борьбы с другими насекомыми, которые вредят нашим сельскохозяйственным культурам; мысль довольно старая, а работам, ведущимся в этом направлении, посвящена уже довольно объемистая литература (см. Балаховский, 1951). Предполагалось ввозить паразитов или хищников из-за рубежа или создать центры промышленного разведения местных паразитов, довольно редко встречающихся. Скажем сразу — в некоторых, правда редких, случаях этот метод приводил к бесспорным и весьма ощутимым результатам. Дело здесь не в том, что энтомологи, авторы метода, располагали исчерпывающей информацией о всех деталях биологии паразита и его хозяина, что, кстати сказать, почти недостижимо,— нет, им просто улыбнулась удача. Паразит был настолько действенным или так легко акклиматизировался, что оставалось только завезти его.

К сожалению, события не всегда принимали столь благоприятный оборот. Иногда совершенно невозможно объяснить причину неудачи или удачи. Чтобы разобраться в этом вопросе, надо опять обратиться к законам, регулирующим численность популяций, и в частности к взаимодействию между паразитом и жертвой.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МЕЖДУ ПАРАЗИТОМ И ЖЕРТВОЙ

Работ, посвященных этому вопросу как в практическом, так особенно и в теоретическом плане, настолько много, что здесь невозможно дать даже поверхностное представление о них. Ученые школы японского исследователя Утиды провели углубленные работы на перепончатокрылых из семейств птеромалид и браконид, паразитирующих на зернов-

Муравьи, атакующие многоножку.

Отношения между хищником и жертвой интересуют и эколога, изучающего равновесие в животных сообществах, и агронома, желающего уничтожить вредных насекомых, не истребив при этом их естественных врагов.

ке *Callosobruchus chinensis*. Когда особей всех трех видов помещали в один закрытый сосуд, численность обоих паразитов сначала повышалась за счет хозяина. При этом браконнды эффективнее сдерживали размножение зерновки при слабой плотности заселения, а птеромалиды — при повышенной; менялся и вес зерновок. Таким образом, «кормовая масса», которую они собой представляют для паразитов, не была постоянной. Выше всего был вес, когда в банке сидели одни зерновки или когда паразитов было немного; при большом числе паразитов вес зерновок заметно снижался. Впрочем, механизм колебаний веса (чрезвычайно нерегулярных) не совсем понятен. В присутствии обоих паразитов по мере повышения их плотности потомство хозяина явно убывало, однако влияние обоих паразитов было таким же, а не вдвое большим. Тем не менее Смит допускал, что действие нескольких паразитов более значительно, нежели одного; видимо, это не всегда так, по крайней мере в опытах Утиды.

Проводя свое ставшее всемирно известным математическое изучение паразитизма, Никольсон постулировал существование регулярных колебаний численности обоих популяций, а также достижение точки равновесия по прошествии некоторого времени. В действительности, по крайней мере в рассматриваемом нами случае, колебания несомненны, но нерегулярны и резки; те, что касаются паразита, сдвинуты несинхронно с колебаниями в численности хозяина, да и установившаяся плотность или точка равновесия не так уж постоянна. Плотность культуры хозяина по прошествии известного срока склонна повышаться, а плотность культуры паразита падает, как если бы понижалась его биологическая жизнеспособность.

Наблюдаются даже некоторые парадоксальные явления. Например, если выращивать вместе *Callosobruchus chinensis* и *C. quadrimaculatus*, то через несколько поколений *C. chinensis* исчезнет. Зато введение одного паразитического перепончатокрылого сокращает одновременно популяции обоих видов зерновок, но они сохраняются в среде. Такахаши наблюдал не менее странное явление, выращивая амбарную огневку совместно с двумя различными паразитами (*Habrobracon* и *Cimodus*). *Cimodus* не оказывает очень уж серьезного влияния на численность популяции огневки, зато *Habrobracon* сильно сокращает ее, хотя огневке все же удается выжить; когда же на ней паразити-

руют оба вида одновременно, ее популяция сохраняет бóльшую численность, чем при одном паразите.

Подобных случаев описано немало; на них построена целая математическая теория отношений между жертвой и ее врагами. Но, напоминаю, речь идет всегда о лабораторных исследованиях. А так ли уж много общего у паразитизма, наблюдаемого в ограниченном пространстве, на вредителе зерна с довольно специализированным питанием, с паразитизмом, наблюдающимся в природе? Конечно, общего немного... Отнюдь не желая обескураживать тех, кто занимается подобными исследованиями, я думаю, неплохо было бы посоветовать им шире *варьировать* условия экспериментов: что, скажем, произошло бы в сосудах, увеличенных в сто раз? Утида об этом подумал: когда он увеличил размеры сосуда для разведения насекомых, оставив неизменным количество корма, оказалось, что процент воспроизводства зерновок падает, а паразитов — повышается, и опять приходится сказать, что пока еще неизвестно почему.

КАК ПОЛЕВЫЕ ЭКОЛОГИ КРИТИКУЮТ МАТЕМАТИЧЕСКУЮ ЭКОЛОГИЮ

Я уже говорил выше, что не только постепенное развитие одновидовой популяции, но и взаимодействие паразита и его жертвы послужили мощным стимулом для математических исследований. Некоторые научные журналы почти целиком заполнены учеными выводами, представляющими всевозможные варианты анализа взаимоотношений между хозяином и паразитом.

Но реальность всегда богаче воображения, и приходится признать, что эти математические выкладки очень редко находят приложение в полевых условиях. Конечно, они не бесполезны, нет, но, повторяю, слишком еще много неизвестных нам параметров.

Как бы то ни было, нужно признать, что в проблеме «паразиты и их жертвы» математики неосторожно удалились от эксперимента. Томпсон, например, на основании своих вычислений допускал, что паразит должен полностью истребить своего хозяина, а следовательно, вместе с ним и самого себя. Но это значит забыть, что паразиты гораздо более чувствительны к климатическим изменениям, чем их хозяева, что доказано многими исследованиями. Одного только этого фактора более чем достаточно, чтобы не про-

явились предсказанные последствия «аккумулятивного паразитизма». Какая-нибудь экологическая катастрофа может привести к исчезновению паразитов, если они немногочисленны, или хозяев, если они очень сильно заражены этими паразитами, но расчеты показывают, что для этого потребуется значительно больший отрезок времени, чем тот, который предусматривается циклами Томпсона. Когда такие катастрофы следуют одна за другой через короткие промежутки, то они кончаются истреблением хозяина и его паразита; если их повторение происходит менее быстро, уничтожение хозяина паразитом замедляется, но не прекращается совсем. Чаще всего промежуток от катастрофы до катастрофы таков, что между хозяином и паразитом устанавливается некое «неустойчивое равновесие», при котором поддерживается существование обоих.

Еще один недостаток используемых математиками-экологами методов состоит в том, что параметры они выбирают произвольно, а аксиомы — неудачно. Вот, например, их основные положения: когда нет ни препятствий, ни ограничений в пространстве, корме, условиях среды, популяция возрастает в геометрической прогрессии; численность популяции возрастает непрерывно, и этот процесс можно понимать как сложение бесконечно малых величин, к которым применимо дифференциальное исчисление; плотность популяции в каждую единицу времени определяет ее возможное дальнейшее увеличение или его задержку.

На этих положениях основывается ряд других, относящихся уже к популяции паразита. Их главная мысль — популяция паразита будет действовать на популяцию хозяина, которая ведет себя согласно трем вышеизложенным правилам.

Но, как замечает Уллиетт, правила эти не точны. Во-первых, возрастание популяции в геометрической прогрессии осуществляется лишь в том случае, если его не прерывают сезонные или физиологические факторы. Но так не бывает, пожалуй, ни в одной среде, разве что в банке с мучным хрущаком или дрозофилой (да и то — как знать!..), а уж в природе — никогда. Даже в лаборатории — и это известно каждому наблюдателю — у животных обнаруживаются, и *очень часто*, большие колебания способности к воспроизводству при всех прочих равных условиях, что до сих пор невозможно объяснить. Так что *истинная* кривая популяции — это ряд пиков, разделенных

глубокими впадинами; она почти совсем не поддается анализу с помощью бесконечно малых величин. Математик выходит из положения, соединяя вершины непрерывной линией, беря образцы через определенные равные промежутки или рассматривая только популяцию взрослых особей. Впрочем, все эти приемы можно считать законными *при одном условии: помнить, что этими методами пользовались.*

Перенаселенность, которая приводит к самоограничению популяции, сама зависит от ряда факторов, совсем не обязательно связанных только с количеством корма. Блестящий пример тому мы уже видели в исследовании Ле Ге Бреретона. В любом случае последствия перенаселенности очень сложны, трудны для истолкования и меняются от стадии к стадии. Например, у зеленых падальных мух, которые развиваются на трупах, молодые стадии в гораздо большей степени, чем взрослые, чувствительны к внутривидовой и межвидовой борьбе, но от паразитов больше страдают куколки.

Не нужно забывать, что *среда* не остается неизменной, она, как говорят американцы, *кондиционирована* присутствием живых существ. И это верно не только для *Tribolium*, но и для падальной мухи, личинки которой выделяют энзимы, вызывающие переваривание пищи вне организма. Даже тли сильно влияют на растение, которое сосут: выделяемые тлями вещества приводят к скрытым изменениям в обмене веществ растения или уродливому разрастанию тканей (галлам).

Уллиетт замечает также, что одна и та же плотность популяции может быть следствием самых различных факторов. А следовательно, ее нельзя рассматривать изолированно.

ВЕДЕТСЯ ЛИ ОХОТА НАУГАД?

Непременное условие всех теорий математической биологии заключается в том, что паразиты размещают яйца по воле случая, притом всегда одинаковым образом и в однородной среде. Но прежде всего, в природе не существует однородной среды. Даже на возделываемом поле из-за различий в микроклимате или в характере почвы нельзя сравнивать один участок с другим. Этот постулат одно-

родного распределения позволяет строить такие удобные теории паразитизма, в которых принимается в расчет только число жертв и паразитов и каждый участок среды оказывается в равной мере обследованным. В действительности же паразиты откладывают свои яйца совсем не случайно и совсем не так, что каждый хозяин получает равные шансы обзавестись ими. Паразиты, как правило, отличают здоровых хозяев от тех, которые уже заражены. Да и охотятся они отнюдь не наугад: руководствуются бесчисленными тропизмами и заранее определенными признаками. Влияют на охотника и предшествующие перипетии.

Так, бембекс усердно отыскивает участки, где водится его постоянная жертва — зеленая падальная муха; дрозофил привлекают гниющие фрукты, пчел — цветки; самок наездника *Pimpla ruficollis,* которые откладывают яйца в сосновую совку, приманивает запах эфирных масел сосны; вошь ищет источник тепла в 28—31° — именно то, что свойственно ее хозяевам.

Впрочем, как заметил Томпсон (1939), речь идет о единственно разумном пути: насекомые-паразиты и их хозяева так ничтожно малы, а пространства, среди которых они рассеяны, так огромны по сравнению с их размером, да и жизнь их так коротка, что они не могли бы вести поиски наудачу, не ориентируясь показаниями своих органов чувств. Лэн (1938), изучая в чашке Петри яйцееда-трихограмму, пришел к выводу, что этот паразит ведет поиски наудачу до тех пор, пока не обнаружит яйца своего хозяина; как только это произойдет, поисковое поведение яйцееда меняется и становится более упорядоченным. Но и здесь может возникнуть вопрос: не связана ли первая фаза, фаза самотека, с заточением в чашке Петри?

Подобным же образом, выпуская на охоту паразита *Chelonus,* используемого для борьбы с луговым мотыльком, Уллиетт подмечал, что перепончатокрылое предпочитало охотиться на уровне кустов *Pentzia,* где живет гусеница мотылька, а эти кусты редко бывают выше растений свеклы, на которых обитают другие виды *Loxostege,* первонаначальные хозяева *Chelonus.* Выходит, что он приспособился к охоте на определенной высоте. Зато для другого паразита *Loxostege (Meteorus),* по-видимому, безразлична высота растения, его привлекает только густая паутина, которой гусеницы мотылька оплетают кусты.

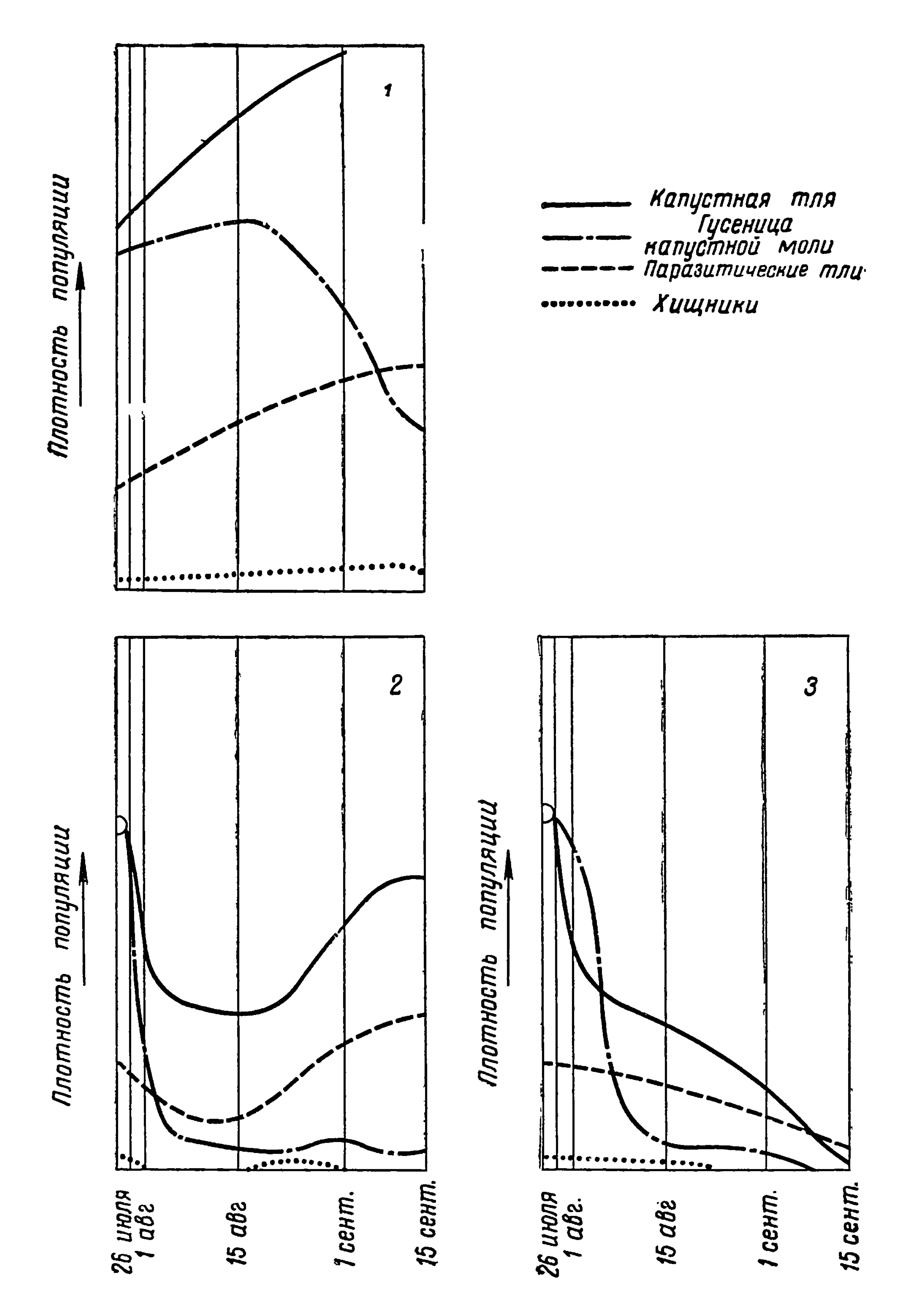
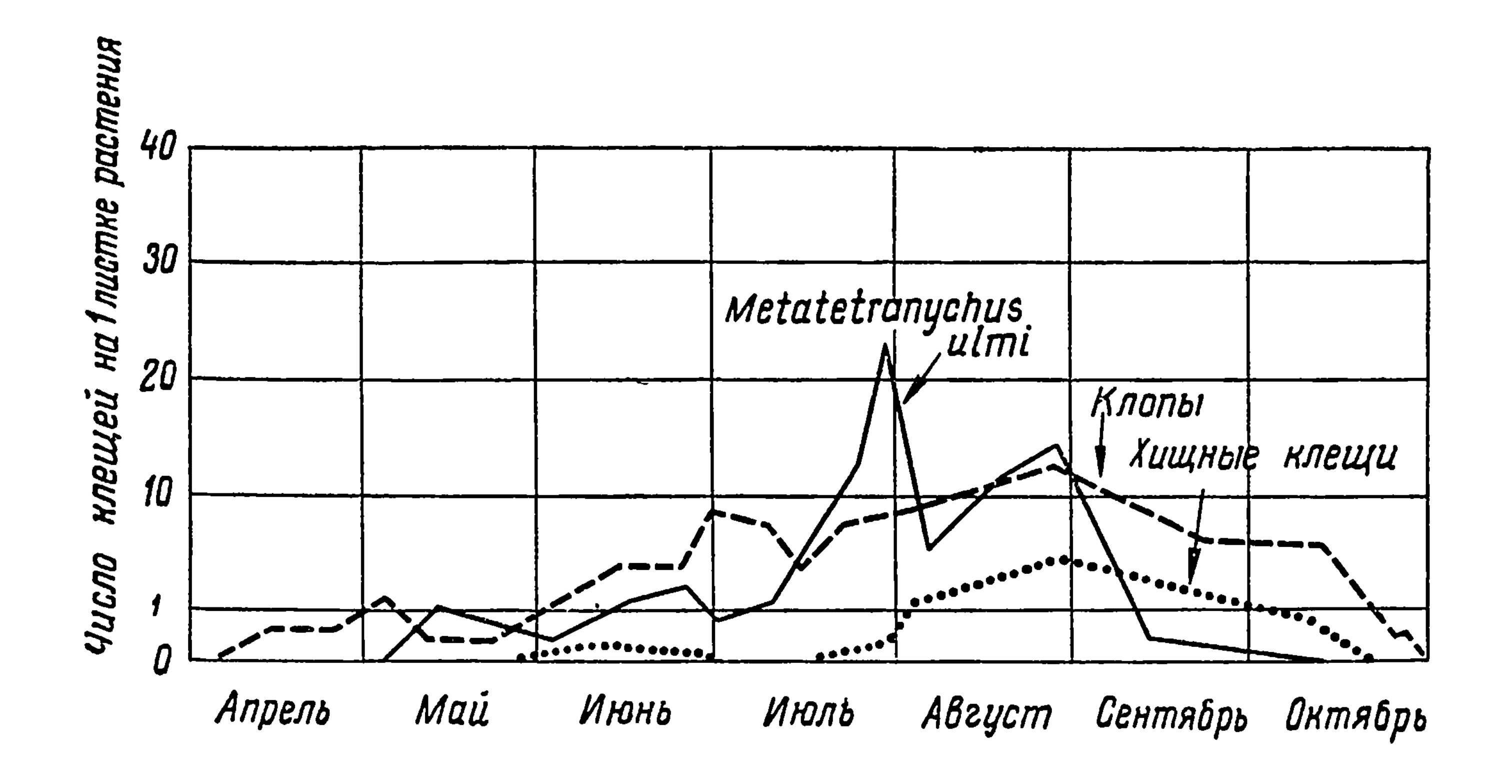
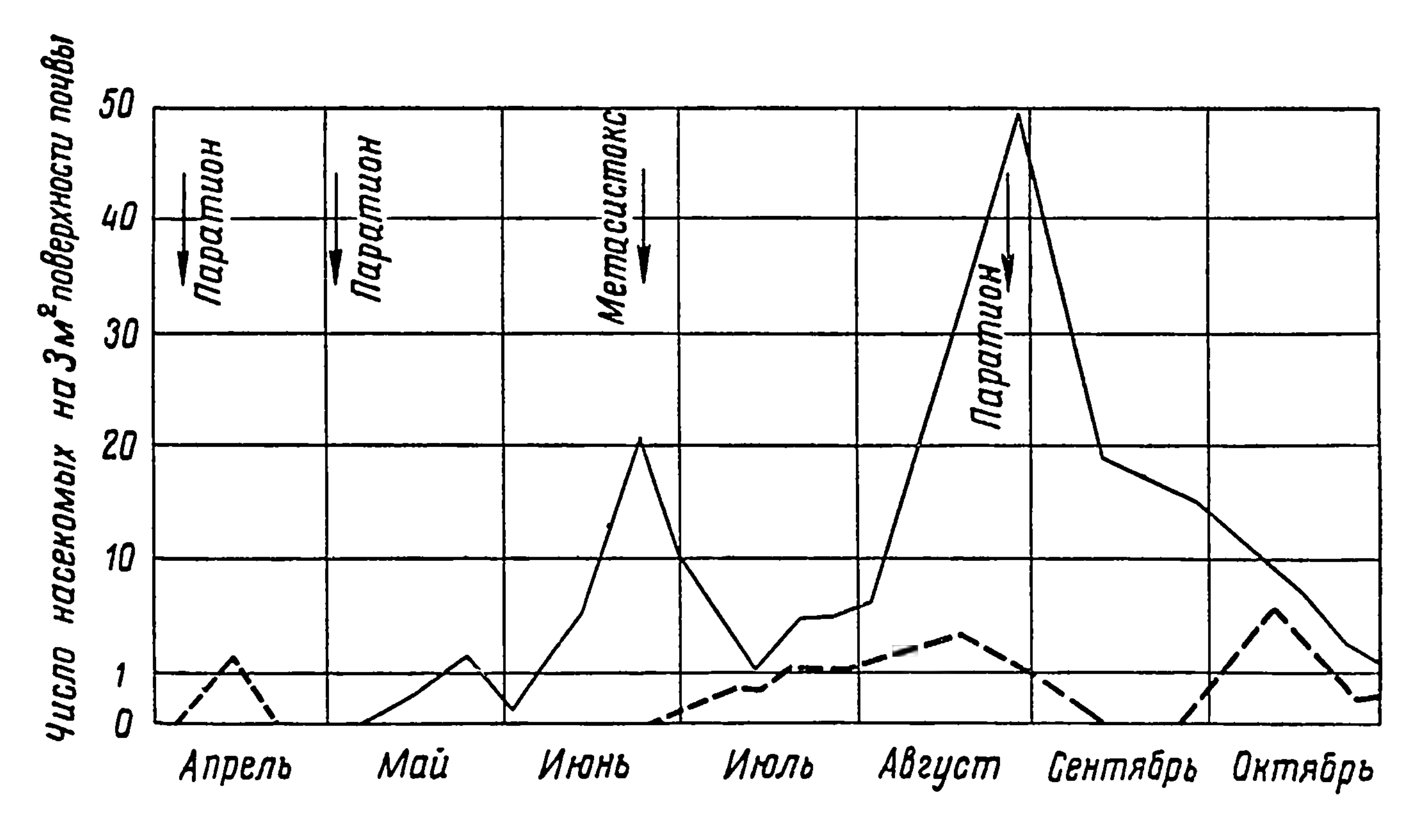


График 1 показывает нормальные колебания численности двух видов гусениц, которые поражают капусту, и их врагов. График 2 показывает, как после обработки инсектицидом одного типа число тлей возрастает быстрее, чем число их врагов. График 3 показывает действие инсектицида другого типа, который наносит больший ущерб тлям, чем их врагам (по Рипперу, 1958).

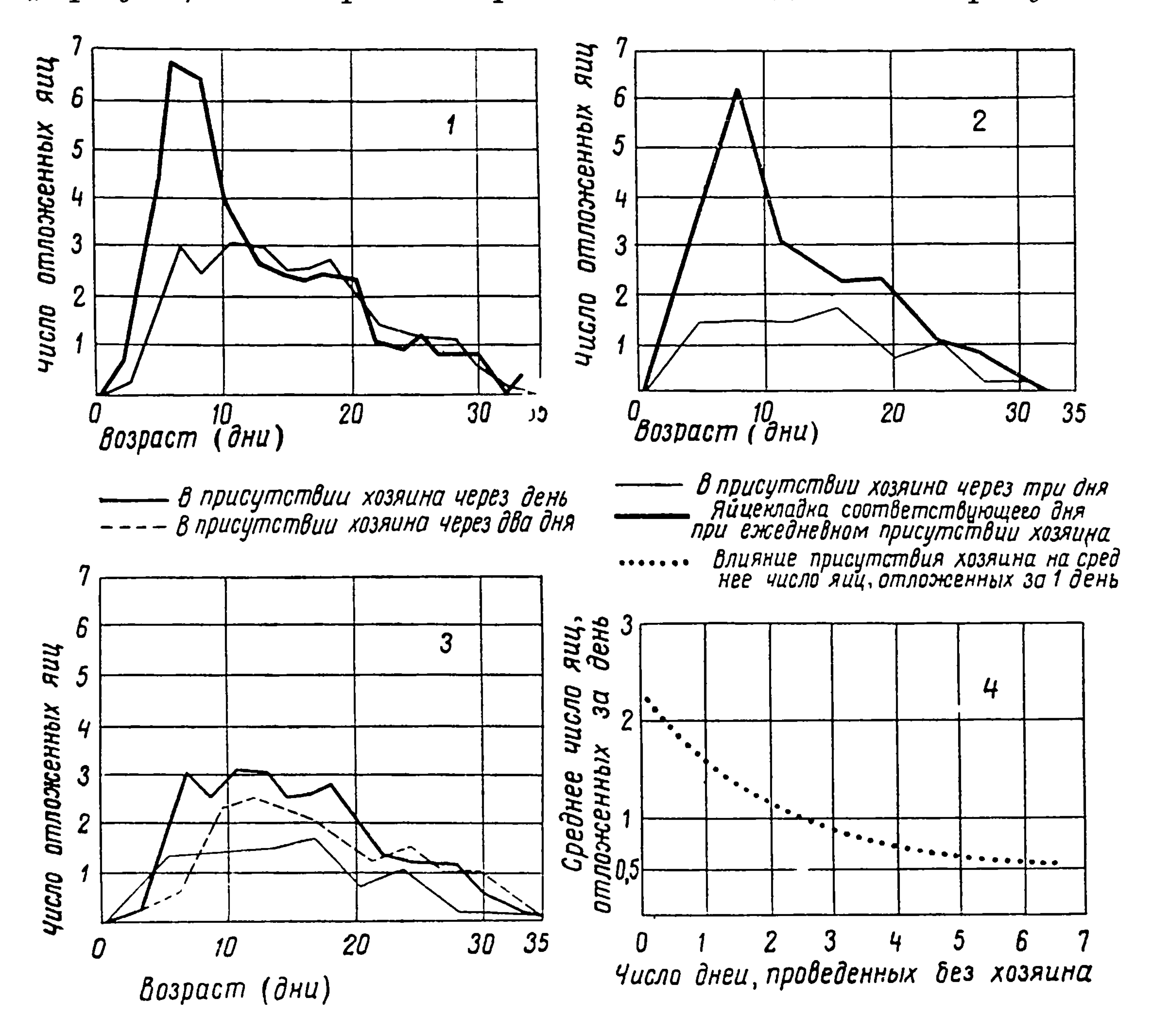
Но наблюдаются и еще более необычные случаи, когда хозяин, паразит и среда взаимодействуют совершенно непредвиденным образом. Так, например, маленькую гусеницу капустной моли *атакуют то одни, то другие паразиты* в зависимости от того, живет ли она на капусте или на





Верхний график отражает нормальные колебания популяций двух клещей (сплошная линия) и их самых серьезных врагов (две другие линии) в весенние и летние месяцы. Нижний график показывает, что применение различных инсектицидов может настолько сократить популяцию хищных клопов, что конечным результатом окажется увеличение численности клещей (по Реденц-Рушу, 1959).

кресс-салате. В этом случае известный фактор — окружение — воздействует уже не на поведение паразитов, а на их видовой состав. А это означает, что изменилось все: формула, в которой смертность моли дана как результат



Паразит может давать меньше яиц, если его постоянно не стимулирует присутствие возможного хозяина.

На графике 4 видно, как неуклонно уменьшалось число яиц по мере увеличения времени, проведенного без хозяина. Остальные графики показывают, как воздействует на кладку яиц присутствие лишь одного хозяина в течение какого-то отрезка времени. Хозяин — *Acrolepia*, паразит — *Diadromus* (по Лабейри).

деятельности ее паразитов на капусте, не была бы уже верной для кресс-салата. Добавим еще, что численность стафилин, атакующих моль на капусте, меняется в зависимости от качества обработки поля. На чистой почве популяция этих хищников резко идет на убыль, а популяция моли возрастает, но при условии, что в эту пору нередки и капустные тли. Ведь капустная моль служит пищей различным хищникам, которые обрушиваются на моль лишь тог-

да, когда им не хватает тлей (Уллиетт). Согласитесь, что из всего этого складывается ужасающе сложная картина взаимодействий. Я упоминаю об этом совсем не для того, чтобы просто подразнить математиков, а потому, что именно таково положение вещей в природе.

И это еще ничто в сравнении с тем, как ведет себя паразитирующий на куколках *Acrolepia* наездник *Diadromus*, которого изучал Лабейри (1963). Здесь плодовитость паразита зависит от того, насколько часто он встречает своего хозяина. Если такие встречи редки, яйца рассасываются в половых путях наездника, и, таким образом, его плодовитость снижается. Именно присутствие хозяина и даже его пустого кокона служат для *Diadromus* положительным стимулом. Например, если *Diadromus* погружает свой яйцеклад в пустой кокон *Acrolepia,* даже не откладывая яиц, этого оказывается достаточно, чтобы его плодовитость в дальнейшем возросла.

Эти интересные наблюдения позволяют предположить, что и другие паразиты могут быть похожи на *Diadromus*. Пожалуй, сказанного более чем хватает, чтобы вселить тревогу в сердца математиков.

УСПЕХИ ПРИМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕР БОРЬБЫ

Говоря об источниках разных ошибок, мы не должны забывать об убедительных успехах применения биологических мер борьбы. Даже если этих успехов не так уж много, даже если они — результат счастливого стечения обстоятельств, все же это вехи на пути к цели.

Но чтобы идти вперед по этому пути, нужно основательно пополнить наши познания в биологии. Здесь уместно напомнить слова Пикетта и Паттерсона (1953): «Эмпирические методы, к которым вынуждены прибегать энтомологи, нередко обладают сомнительной ценностью, и к ним следовало бы относиться лишь как к временным мерам, постоянно требующим пересмотра».

НАСЕКОМЫЕ ПРОТИВ НАСЕКОМЫХ. ПРОМЫШЛЕННОЕ РАЗВЕДЕНИЕ БОЖЬИХ КОРОВОК

Промышленное разведение божьих коровок — один из самых поразительных фактов в истории использования насекомых для борьбы с другими насекомыми. Известно,

что для тлей и червецов божьи коровки — страшные хищники. Но как их размножить, этих хищников?.. Сначала пробовали использовать некоторые их странности, например то, что они всегда зимуют в одном и том же месте, под

Испытание инсектицидов связано с проведением длинной серии экспериментов, использованием различных или одних и тех же веществ, но в разных концентрациях. Для этого иногда требуется по нескольку килограммов мух в день, в связи с чем приходится их разводить в огромных количествах.

одними и теми же камнями на вершинах холмов и гор. Иногда даже их удавалось набрать очень много. При этом не следует забывать, что каждый год на одном и том же месте зимовки оказываются другие, новые особи — ведь

срок жизни божьих коровок совсем недолог. Остается предположить, что существует некое очень сильно действующее и чрезвычайно стойкое пахучее вещество, которое притягивает божьих коровок на расстоянии многих километров[1]. С действием таких веществ энтомологи уже знакомы: например, самцов крупных ночных бабочек бражников привлекает к самкам тоже пахучее вещество. Мэлл доказал, что они находят самок, отделенных от них расстоянием в одиннадцать километров! Достоверно здесь, во-первых, то, что привлекающее вещество выделяется крошечной железой, находящейся в брюшке самки; если железу извлечь, самец будет копулировать с этим едва заметным для невооруженного глаза органом; во-вторых, по краям окружности радиусом в 11 километров содержание пахучего вещества в воздухе может в лучшем случае быть равным одной молекуле на кубический метр. Естественно, возникает тысяча вопросов и прежде всего: что же тогда такое «запах вещества» при подобном его разведении? И может ли он направить самца к чему бы то ни было?.. Но мы, кажется, выходим за рамки нашей темы.

Садоводы прибрежных равнин Калифорнии горько жаловались на тлей, опустошавших их сады. Вот тогда-то и появилась у Карнса (1910) мысль о сборе божьих коровок *(Hippodamia)*. Но здесь, пожалуй, следует предоставить слово Балаховскому, в прекрасной работе (1951) корого можно найти сколько угодно подобных примеров. «В 1910 году Карнс решил переносить зимующих божьих коровок с вершин гор в плодовые сады прибрежных равнин, чтобы бороться с тлями. В свое время метод пользовался большим успехом, несмотря на то что смертность божьих коровок при перемещении составляла 50—75%. Применение инсектицидов мало-помалу вытеснило из практики этот биологический метод, который в штате Вашингтон, где существовала фирма, продававшая божьих коровок по цене 6—8 долларов за килограмм (8—10 тыс. особей), все же продержался с 1924 по 1936 год. В 1943 году, во время последней мировой войны, из-за нехватки никотина и других контактных инсектицидов биологический метод снова начал широко применять Хипперс (Калифорния). Он помещал божьих коровок в холщовые мешки ем-

---

[1] Эти предположения пока еще не получили подтверждения.— *Прим. ред.*

костью 9 килограммов для искусственной зимовки при 4—6°. Таким именно способом фирма распространяла среди фермеров различных районов США колонии божьих коровок по цене 2,5 доллара за 4,5 килограмма с гарантией, что смертность их не превысит 10%. Некоторые землевладельцы закупали по 15—20 килограммов божьих коровок на одну фруктовую плантацию. Танассе и Хэтч сообщают, что в 1946 году садоводы долины Ятима в штате Вашингтон использовали более пяти тонн божьих коровок».

Все это происходило до наступления новой эры биологической борьбы, и речь идет еще, если можно так выразиться, о кустарном применении божьих коровок. Но огромные размеры плодовых насаждений позволяют финансировать и применять любые методы борьбы с вредителями, даже самые дорогие и рискованные: ведь в случае удачи огромны и размеры выигрыша. Так обстояло дело во время катастрофического нашествия червецов *Pseudococcus* на цитрусовые плантации Калифорнии. К несчастью, среди местной фауны у вредителя не было достаточно сильного врага. Поэтому энтомологи вспомнили об одном австралийском жучке, *Cryptolaemus montrouzieri*, о котором еще с 1890 года было известно, что он — заклятый враг различных видов червеца. Но, к сожалению, этот жучок зимует в стадии куколки в опавших листьях или под корой деревьев, причем смертность его достигает 98%. Значит, просто ввезти его еще недостаточно, надо его «производить». Вот почему сначала в Риверсайде (США), а затем в Испании были построены фермы, разводившие криптолемуса. В огромных камерах с постоянной температурой на зараженных червецом побегах картофеля жучок массами развивался в холодное время года. Делались даже попытки, и, надо сказать, вполне успешные, приготовления консервов из замороженных при низких температурах тлей и червецов, которых можно было в любой нужный момент скармливать криптолемусу, что позволило бы отказаться от разведения червеца на картофеле. Но это оказалось недостаточно рентабельным. По данным Балаховского, в 1928 году гигантские инсектарии Риверсайда поставили 48 миллионов жучков для апельсиновых плантаций Калифорнии. Результаты были прекрасные, что не помешало энтомологам искать большего, иными словами, искать паразита, который размножался бы самостоятельно, не требуя затрат на свое разведение. В 1927 году в Австралии, в пер-

воначальном очаге *Pseudococcus*, опустошавшего калифорнийские сады, Компер нашел двух перепончатокрылых хальцидид, которые нападали на червецов; один вид, после того как его ввезли в Калифорнию, размножился так интенсивно, что проблема *Pseudococcus* была почти разрешена.

Это напоминает еще один известный случай, происшедший несколько раньше, когда на цитрусовых плантациях Калифорнии и Лазурного берега так же внезапно появился крупный австралийский желобчатый червец. Ввезенная тоже из Австралии божья коровка родолия благодаря своей «феноменальной эффективности» помогла справиться с этим бедствием. Но строить фермы для «массового выпуска» родолий не пришлось — они превосходно размножались самостоятельно. Вот уж поистине бесценные помощники человека, эти малютки! Не удивительно, что их называют «божьими коровками», и понятно, почему существует примета: «Убьешь божью коровку — жди беды».

Я очень сжато рассказал о полном успехе, увенчавшем ввоз паразита из Австралии в совсем иные климатические условия и биотопы Калифорнии. Были, конечно, трудности и неудачи, но я уже достаточно говорил, как много неизвестного для нас в проблеме применения биологических мер борьбы и взаимодействия между хозяином и паразитом, чтобы больше на этом не задерживаться. Отметим все же, что склад ума у первых специалистов по биологическим методам борьбы был, да и поныне остается, совсем иным, чем у биоматематиков. Их нисколько не беспокоила теоретическая сторона проблемы — у них не было средств справиться с нею. Они просто решились на эксперимент, и он оказался удачным. При существующем уровне наших знаний это служит доказательством их мудрости.

Есть, однако, кое-какие практические соображения, хорошо известные энтомологам и, пожалуй, заслуживающие того, чтобы привести их здесь со слов Балаховского (1951). Прежде всего, акклиматизация вредителя в стране, далекой от его первоначального ареала, не имеет никакого отношения к возможностям акклиматизации его паразитов. В той же мере редкость паразита в родных местах и кажущаяся незначительной его эффективность нисколько не отражаются на возможностях акклиматизации паразита в зоне массового размножения его хозяина и на том, какое распространение и применение он может там получить.

В качестве примера Бахаловский приводит историю, недавно происшедшую с еловым пилильщиком *Gilpinia hercyniae*, причиняющим немало вреда в Канаде. Для борьбы с ним испробовали вирусную болезнь и двух его паразитов, но удачи добились только с одним — с *Prosturmia bohemica*, чрезвычайно редкой в своем первоначальном ареале богемской мелкой ежемухой.

Наконец, как говорит Балаховский, бывает и так, что «ряд паразитов, каждый из которых способен в отдельности дать лишь низкий процент заражений, вместе в конечном счете дают некую *результирующую силу паразитизма*, которая играет роль стабилизатора по отношению к вспышкам массового размножения вредителя».

МОЖНО ЛИ ЗАРАЖАТЬ НАСЕКОМЫХ БОЛЕЗНЯМИ?

Когда заходит речь о биологической борьбе, сразу же, естественно, возникает мысль о заражении вредных насекомых болезнями, вызываемыми бактериями, грибами или вирусами. В этом направлении давно уже делались попытки эмпирического характера, но они относятся к тому времени, когда о патологии насекомых было известно еще очень немногое; так, с личинками хрущей велась борьба при помощи гриба, который «мумифицирует» их; для борьбы с тучами саранчи или с домашними мухами пытались применить другие грибы.

Часто эти исследования велись неправильно, еще чаще на них не хватало средств: предпринимались они главным образом после первой мировой войны. Впоследствии, во время второй мировой войны и особенно позднее, постепенно сложилась подлинная наука о патологии насекомых; одним из ее ведущих представителей стал американский ученый Штейнхауз. Первым же проник в эту огромную, таинственную область Пайо, один из самых выдающихся умов Франции. Но он был слишком одинок и слишком рано выступил.

Прежде всего, чтобы отвести возражение, которое сразу приходит на ум, следует сказать, что у насекомых совсем не те болезни, что у людей, и наоборот — бактерии, высоковирулентные для человека, не оказывают никакого действия на насекомых. Вот что мне рассказывали по этому поводу: лет двенадцать назад в Париже, в Пастеровском институте появилось несколько очагов массового

размножения несносного аргентинского муравья. И в один прекрасный день перепуганные сотрудники института увидели, что муравьи прогрызли крышку баллона с культурой самых страшных вирусов и преспокойно лакомятся его содержимым, которое явно идет им на пользу. Не знаю, что здесь — правда, а что — анекдот, но ясно одно: пытаться извести муравьев, заражая их нашими болезнями, — напрасная трата времени.

Это кардинальное различие между насекомым и человеком позволяет без риска размножать патогенные для насекомых штаммы и повышать их вирулентность.

Первые успехи патологии насекомых связаны, как и следовало ожидать, с пчелой — насекомым, которое, у нас всегда под рукой. Эти перепончатокрылые, постоянно с незапамятных времен интересовавшие людей, подвержены болезням, поражающим и личинок и взрослых особей. Этот вопрос очень широко освещен в литературе, поэтому подробно говорить о нем я не буду. Хотелось бы все же обратить внимание на два момента, одинаково любопытных, но по совершенно разным причинам. Есть такая пчелиная болезнь, американский гнилец, ее возбудитель, *Bacillus larvae,* вызывает гниение личинок в сотах. Оказывается, если сделать посев дурно пахнущей кашицы, которая получается в результате гниения, то никаких микробов, кроме самого *Bacillus larvae,* обнаружить невозможно. Отсюда следует, что эта бацилла должна выделять антибиотик, достаточно сильный, чтобы убить все другие формы бактериальной жизни в ткани, находящейся в стадии полного распада. И вывод этот оказался верным, мало того — антибиотик был даже получен и, казалось, представлял большой интерес. Но, к сожалению, исследования не были продолжены...

А между тем швейцарский биолог Фиг занялся *болезнями пчелиной матки,* совсем не похожими на болезни рабочих пчел. Вскоре он открыл их добрый десяток, причем каждая заслуживала глубокого изучения. Думаю, что работы Фига важны не только для пчел — они имеют значение и для борьбы с муравьями и термитами. Ведь эти насекомые распространяются с ужасающей быстротой, и бороться с ними такими классическими методами, как инсектициды, очень трудно. Вместе с тем патология муравьев и термитов, мягко говоря, еще не вышла из колыбели. Не знаю, можно ли назвать хотя бы два десятка серь-

езных трудов по этому вопросу. Быть может, следует развивать работу по изучению болезней, поражающих не рабочих муравьев и термитов, а их собратьев — крылатых половых особей, которых в определенные месяцы можно собирать в огромных количествах. Кто знает, не удастся ли, руководствуясь данными Фига, открыть болезни насекомых, пригодные для использования как средство биологической борьбы.

Вообще, смертность от грибковых заболеваний кажется более заметной; возможно, именно это и вызвало интерес в первую очередь к ним.

Напомним об одном историческом примере: личинки майского жука мумифицируются в результате поражения грибом *Beauveria densa;* известно это стало еще в 1809 году, но во Франции болезнь впервые наблюдал Лему в Орне; он переслал «мумии» известному биологу Жиару, а тот написал о заболевании и грибе статью, которая не потеряла своей актуальности до сих пор. Делались попытки найти практическое применение этому открытию. Но, несмотря на восторги, вызванные первыми результатами, представляется очень вероятным, что эпидемии, провоцируемые *Beauveria,* следуют законам, которых мы еще не знаем. Если зарыть споры гриба в почву, естественная смертность майских жуков нисколько не повысится, хотя данные лабораторных опытов выглядят великолепно. Правда, в науке ничто никогда нельзя считать раз и навсегда установленным, и совсем недавно польские ученые получили данные, которые позволяют подвергнуть пересмотру то недоверие, с каким относятся к *Beauveria* как к орудию биологической борьбы.

С бактериальными заболеваниями биологам посчастливилось больше. Им удалось успешно культивировать и распространять эти инфекции. В Америке, например, ученые нашли практический способ борьбы со страшным врагом — японским хрущом *Popillia japonica,* доставлявшим им множество неприятностей своей баснословной способностью к размножению. «С 1944 года, — пишет Балаховский, — научно-исследовательский институт в Мурестауне (США) рассылает споры для борьбы с личинками *Popillia.* Личинок заражают этими спорами и закладывают партиями по 500 экземпляров в перегороженные террариумы при 30°; инкубация длится 10—12 дней. По истечении этого срока зараженных личинок извлекают, отсеивают и...

помещают в холодильные камеры с температурой от 0 до 2°, после чего они становятся неподвижными, затем их можно хранить при минусовой температуре. Для приготовления порошка из спор личинок измельчают в специальных дробилках и готовят из полученных частиц водную суспензию, добавляя в качестве основания известняк; затем медленно выпаривают, в результате чего на грамм сухого вещества получается миллиард спор. Сухое вещество смешивают с нейтральным наполнителем — но так, чтобы содержание спор снизилось до 100 миллионов на грамм. Готовый к употреблению порошок хранится на складах. Вносят его в почву при помощи машин для посадки кукурузы, по 2 грамма в лунку; лунки располагаются с интервалом в 3 сантиметра по всем направлениям. Установлено, что при таком методе весь участок за три года оказывается засеянным спорами *Bacillus popillia.* На зараженных участках, где до 1940 года на 900 квадратных сантиметрах насчитывалось до 44 личинок *Popillia japonica,* сегодня находят всего по 5 личинок».

К счастью, в этой области Франция не попала в ряды отстающих. В 1958 году Гризон, Мори и Ваго поставили в больших масштабах эксперимент на склонах горы Ванту, там, где походный шелкопряд опустошает сосновые леса. Экспериментаторы использовали не бактерии, а один из тех любопытнейших вирусов, которые появляются в клетках насекомых в виде загадочных многогранных кристаллов — полиэдров; от них и болезни получили название полиэдрозов. В 1958—1959 годах порошком, содержащим по 20 миллионов кристаллов-полиэдров на грамм, было обработано 500 гектаров соснового леса. Наблюдения за последействием обработки этим порошком будут вестись еще много лет. Зато результаты непосредственного воздействия видны простым глазом: в 1961 году обследование показало лишь 18 яйцекладок шелкопряда на 22 гектарах.

В последние годы французские ученые чаще всего применяют прекрасно изученную ими *Bacillus thuringiensis,* культура которой полностью индустриализирована — уже существуют настоящие небольшие заводы, специально предназначенные для производства этой бациллы. С ее помощью, оказывается, можно вызывать гибель очень многих вредных гусениц. Необходимо получить возможность применять ее в самых широких масштабах — нет сомнения, что пчеловоды будут приветствовать это новое средство,

так как бацилла, к счастью, совершенно безвредна для пчел.

Нельзя закончить главу об искусственно вызываемых эпидемиях, не упомянув об оригинальном и действенном способе истребления комаров: заражении их глистами. Известно немало глистов из группы нематод, которые паразитируют на насекомых, более или менее терпимо относящихся к непрошеным гостям. Но до очень недавнего времени никто не думал об использовании их в биологической борьбе. Некоторыми полученными в культуре видами глистов недавно заразили личинок восковой моли; достаточно теперь рассеять по прудам погибших от паразитов гусениц, битком набитых ранними стадиями глиста, — и нематоды будут переданы личинкам комаров. Естественно, от одного их присутствия личинки еще не погибнут, но нематоды являются носителями убийственной для комаров бактерии. И 60—70% комаров исчезают из пруда после такой обработки.

ИНЫЕ МЕТОДЫ БОРЬБЫ С НАСЕКОМЫМИ

Не нова также и идея, заключающаяся в том, чтобы использовать для борьбы с насекомыми особенности их поведения. Один из самых старых приемов — *световые ловушки*. Достаточно увидеть тучи насекомых, которые летят ночью на огонь и сгорают, и сразу станет понятно, на чем основаны такие ловушки. Не знаю, сколько придумано световых ловушек самых разнообразных, подчас просто сногсшибательных форм, нередко снабженных всасывающими устройствами и испускающих лучи всевозможной длины, вплоть до ультрафиолетовых. Понятно, и число пойманных ими насекомых было впечатляющим. Но конечный результат с точки зрения прикладной энтомологии выглядел весьма жалко. По многим причинам, и прежде всего потому, что у видов, которых привлекает свет, фототропизм в природных условиях никогда не охватывает все 100% особей, даже если для лаборатории это соотношение показательно. При некоторых подсчетах иногда оказывается, что к световым ловушкам устремляется менее 1% популяции. Кроме того, в ловушки чаще всего попадают лишь самцы, тогда как гораздо важнее было бы вылавливать откладывающих яйца самок. Наконец, проводившиеся на протяжении многих лет английскими учеными эксперименты

показывают, что насекомые, в основном бабочки, в полете перемещаются не на одном и том же уровне; наблюдается несколько ярусов полета от 1 до 16 метров над уровнем почвы, и в ловушки, поставленные на разной высоте, попадаются совершенно разные виды. А часто бывает и так: насекомые одного пола летают на 5—6 метров выше насекомых другого пола. К тому же высота полета зависит от времени года, от разных метеорологических факторов, иногда даже от того, в какой час ночи он осуществляется. Словом, световые ловушки представляются сейчас неприменимыми в прикладной энтомологии, хотя, конечно, какое-нибудь открытие в этой области может изменить положение.

А как обстоит дело с *привлекающими или отпугивающими химическими веществами* — аттрактантами или репеллентами, — естественными или синтетическими, воздействие которых на насекомых было выявлено уже давно? Здесь, к счастью, получены более обнадеживающие результаты. Напомним, во-первых, об одном поразительном факте: как правило, вредители посещают очень ограниченное число растений одного семейства — они либо монофаги, либо олигофаги. И нам известно, что в большинстве случаев *выбор определенного растения регулируется химическими факторами, но мы не всегда знаем, какими.* Вот еще одно доказательство эмпиризма наших познаний! Так обстоит дело, даже когда речь идет о хорошо изученных вредителях; лишь очень недавно мы, например, узнали химическую природу вещества, которое привлекает колорадского жука к картофелю. И теперь, когда этот фактор известен, легко понять, какой интерес представляет он для генетика, который сможет дозировать количество аттрактанта в разных пасленовых, с тем чтобы вывести сорта с низким его содержанием, и т. д.

Практически наибольший интерес представляют аттрактанты, использованные в Америке для борьбы с непарным шелкопрядом. Сначала приходилось довольствоваться «кустарными» методами: раздавливали в спирте брюшко неоплодотворенных самок, которых выращивали в больших количествах. Затем в соответствующее время года эту вытяжку наносили на стволы деревьев и приманивали самцов с расстояния до четырех километров. Таким образом, в руках исследователя оказывается весьма действенный метод разведки, при помощи которого можно обнаружить

присутствие вредителя в тех зонах, где о нем даже не подозревают. Эффективность и специфичность действия аттрактанта открывают и иные перспективы: не столь несбыточной становится надежда добиться с его помощью уничтожения почти всех самцов, так что самки останутся неоплодотворенными. Тем более что совсем недавно терпение нескольких американских биологов и химиков было вознаграждено: десять лет они неустанно трудились, стремясь извлечь и химически расшифровать половой аттрактант самок непарного шелкопряда; теперь это сделано. В дальнейшем, располагая большими количествами мощного аттрактанта, для получения которого нет нужды выращивать многие тысячи самок, можно надеяться на успешное применение его в сельскохозяйственной практике.

КАК СДЕЛАТЬ, ЧТОБЫ ПОПУЛЯЦИЯ УГАСЛА САМА ПО СЕБЕ?

Следует рассказать еще об одном способе, ради которого в Соединенных Штатах — в который уже раз! — были созданы фермы для разведения насекомых. Я имею в виду развернувшуюся в Техасе борьбу с опаснейшим врагом скота — мухой *Callitroga*. Было предложено стерилизовать ее самцов радиоактивным облучением, выпустить их и *растворить таким образом популяцию плодовитых самцов в океане бесплодных*. Так как самки *Callitroga* спариваются только один раз, появлялась возможность сильно сократить шансы каждой самки на встречу с плодовитым самцом и тем самым повысить процент откладки неоплодотворенных яиц. Это выглядело разумным, но требовало крупных денежных средств. Их нашли; и в течение нескольких лет фермы, выращивающие насекомых, извергали в зону, зараженную *Callitroga*, целые потоки стерильных самцов. Практический результат — полное изчезновение вредителя.

Этот в высшей степени оригинальный метод открывает перед нами новые горизонты: уже появилась мысль о применении химических стерилизаторов непрерывного действия; если бы одновременно можно было эффективнее привлекать самцов к месту их стерилизации, были бы получены все шансы на успех. Кто знает, не приведет ли этот путь к новому расцвету метода световых ловушек?

У репеллентов намного больше возможностей практического применения, нежели у аттрактантов, в особенности для борьбы с комарами. На базе таких синтетических веществ, как диметилфталат, были разработаны различные формы репеллентов. Испытания для определения силы отпугивающих свойств, нужно сказать, пренеприятнейшая вещь. По-настоящему результативны лишь те из них, в которых добровольцы просовывают в клетку с комарами свою собственную руку, натертую изучаемым веществом. А потом — считают укусы! Уж не знаю, сколько пришлось провести подобного рода опытов, чтобы наконец найти состав, способный держаться несколько дней, не раздражая кожу. Было также обнаружено, что моль испытывает отвращение к одежде, побывавшей в ванне с раствором некоторых компонентов мочевины.

Кроме борьбы с паразитами человека, репелленты применяются и в полевых условиях, например для отпугивания термитов и других вредителей древесины. Здесь достигнуты превосходные результаты.

Остается еще огромная область защиты зеленых растений от их вредителей. Возможно ли осуществить такую защиту в широких масштабах? Трудно сказать — в этом направлении еще мало что сделано. В целом энтомологи в это «не верят». Нужно найти препараты, которые смогли бы дать достаточно показательные результаты, чтобы переубедить скептиков.

Лично я не раз имел случай заниматься этой проблемой и всегда безуспешно. Во-первых, когда искал пути борьбы с пустынной саранчой, о которой в очень давние времена написал диссертацию. Со своим другом Шарлем Мензером я испытал ряд синтетических препаратов, весьма удовлетворительно отпугивавших саранчуков от зеленых овощей, которые мы им подкладывали. Но опыты, проведенные в Марокко во время массового нашествия саранчи, разочаровали нас, так как эти вещества не обладали достаточной растворимостью, чтобы образовать на растении сплошную отпугивающую пленку. Впоследствии Мензер получил растворимые производные, и мы отправили их в Марокко для испытаний; компетентные власти не проявили интереса к препарату, так как тот сохранял свою устойчивость только четыре дня. Между тем некоторые

инсектициды держатся не дольше, а саранча, обрушившись на плодовый сад, полностью объедает его за несколько минут. Что поделаешь! Как говорится, хуже глухого тот, кто не хочет слушать.

И все же репелленты должны применяться даже к таким прожорливым насекомым, как саранча. Мне представляются достаточно убедительными результаты опытов, проведенных в Аргентине на кукурузе *Amargo*. Судя по названию, у этого сорта горькие листья. И саранча до них не дотрагивается, в то время как с обыкновенной кукурузой она расправляется быстро. Интересно, что не все вещества, обладающие для нас горьким вкусом, отпугивают саранчу, но все вещества, отпугивающие саранчу, имеют для нас горький вкус. Например, листья *Melia azedarach*, кустарника, который саранча объедает лишь в самых исключительных случаях, содержат какое-то отчаянно-горькое начало, растворами которого можно на некоторое время защитить обычное растение. А вот кора у *M. azedarach* не горькая, и экстракты ее не обладают отпугивающим действием.

Последний мой опыт, тоже неудачный, был поставлен на пчелах, ежегодно терпевших жестокие потери от обработки посевов рапса инсектицидами, не менее опасными для пчел, чем для вредителей рапса. И в той лаборатории, которой руководил я, и во многих других искали в то время отпугивающее вещество, которое в нужный период отгоняло бы пчел от цветков. Мы энергично вели лабораторные испытания с сахарным сиропом — результаты были на редкость обнадеживающими. Казалось, отогнать пчел от сахарного сиропа необыкновенно легко. Но увы! Нам пришлось умерить свой пыл, увидев результаты первых проверок, проведенных в природных условиях. Было ясно, что нет такой силы, которая может заставить пчелу удалиться от цветка. Даже карболовая кислота крепчайшей концентрации, буквально сжигавшая цветки и издававшая нестерпимый запах, и та не могла удержать сборщиц. Так все и осталось, а мы лишний раз увидели, что слишком увлекаться переносом лабораторных опытов в природные условия несколько рискованно. К счастью, мы нашли другие пути и добились, чтобы и рапс был защищен от вредителей, и пчелы при этом не погибали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вся эта книга, кроме нескольких страниц, в конечном итоге посвящена насекомым-врагам и методам борьбы с ними. Но неужели возможна только такая точка зрения? Так ли уж обязательно считать насекомых врагами и нельзя ли извлечь из них пользу?

Кажется, можно, и если мы не сделали этого раньше, то лишь потому, что мы — рабы готовых идей. Не будем говорить о пчелах — это совсем особый случай, к тому же из всех насекомых пчелы, пожалуй, самые необходимые для человека не столько из-за меда (без меда мы могли бы легко обойтись), сколько из-за роли в опылении многих растений.

Менее известен нам рыжий лесной муравей; редко кто знает, что сейчас это насекомое находится на пути к «одомашниванию» — становится санитаром леса благодаря своему неуемному аппетиту, для утоления которого каждый муравейник требует ежедневно по килограмму насекомых. А нельзя ли было бы выдрессировать муравья на лов определенной добычи, подобно тому как Карл Фриш дрессировал пчел, обучая их брать взяток с того или иного цветка [1]? Нельзя ли создать передвижные муравейники, чтобы доставлять их в рабочую зону точно так же, как перевозят пчелиные ульи, когда хотят, чтобы пчелы участвовали в опылении поля? Неудобно, конечно, что муравьи носят за собой повсюду своих неразлучных тлей и эти создания угрожают заразить как раз те растения, которые мы хотим избавить от паразитов с помощью муравьев. Но против тлей существуют очень хорошие системные инсектициды, они могли бы, не повредив муравьям, в то же время помешать тлям прочно обосноваться на растениях. А муравьям можно было бы давать сахар вместо выделяемой тлями медвяной росы. Ведь дают же сахар пчелам, когда для лучшего опыления плодовых деревьев в сад ставят как можно больше ульев.

---

[1] Метод дрессировки пчел на сбор взятка с определенных цветков независимо от К. Фриша разработан профессором А. Ф. Губиным. — *Прим. ред.*

Есть путь использования и других насекомых, кроме общественных, и путь, как выяснилось, чрезвычайно интересный. Это — борьба с сорняками, вредными и быстро размножающимися растениями. Поразительные примеры такой борьбы приводит Балаховский. Некоторые кактусы-опунции, завезенные в Австралию, не встречая врагов, быстро захватили 25 миллионов гектаров земли в Новом Южном Уэльсе и продолжали распространяться, занимая по 500 000 гектаров новых земель ежегодно. К счастью, Хемлин и Додд поспешили ввезти туда маленькую бабочку *Cactoblastis*, которая и свела счеты с этими зловредными опунциями. А знаете ли вы, что до ввоза добрых волшебников-насекомых *все* другие методы борьбы с опунцией терпели крах?

И в другом тоже не повезло злополучному континенту: так же хорошо, даже слишком хорошо растет в Австралии зверобой, достигая в высоту более полутора метров. В 1930 году в штате Виктория заросли его покрыли 200 000 гектаров, сделав их непригодными для сельского хозяйства. Понадобилось вмешательство заботливо отобранных листоедов *Chrysomela*, которые полностью избавили Австралию от этого бедствия.

Балаховский приводит десятки других, столь же ярких примеров, которые дают мне повод помечтать. Сколько в Европе сорняков, от которых земледелец должен освобождать свои поля! А с гербицидами на поля попадают тонны малоизвестных нам молекул, загрязняющих воды рек и почву. Неужели химические меры борьбы и вправду единственный выход? Или перепашка — неужто невозможно заменить ее в садах каким-нибудь иным методом? И разве не существует насекомых, которых мы сумели бы селекционировать и разводить для борьбы с нашими местными сорняками? Делались, например, попытки использовать против ежевики жужелиц, но у них есть один существенный недостаток: они атакуют и розы. Так ли уж в действительности этот недостаток непреодолим? Сколько подобных примеров можно было бы привести...

Насекомые враждебны человеку лишь до тех пор, пока он не использует их как помощников и отказывается прикладывать силу своего ума для решения задач, выдвигаемых их существованием.

ЛИТЕРАТУРА

A d a m s L., Confidence limits for the Petersen or Lincoln index used in animal population studies, *J. Wildlife Man*, **15**, 1951.
A n d e r s e n F. S., "Effects of crowding" in *Endrosis sarcitrella*, Oikos, **7**, 215—227, 1956.
A r d ö P., Studies in the marine shore dune ecosystem, with special reference to the dipterous fauna, *Opusc. ent. Lund suppl.*, **14**, 1—255, 1957.
A u l i t z k y H., Forstmeteorologische Untersuchungen an der Wald und Baumgrenzen in der Zentralalpen, *Arch. Meteor. Geoph. Bioklim.*, **4**, 294—310, 1953.
B a l a c h o w s k y A. S., La lutte contre les insectes, Payot edit., Paris, 1951.
B a w e j a K. S., Studies on the soil fauna, with special reference to the recolonization of the sterilized soil, *J. Anim. Ecol.*, **8**, 1939.
B e i r n e B. P., Trends in applied biological control of insects, *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 387—400, 1962.
Б е й - Б и е н к о Г. Я., О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи, *Энтомол. обзор.*, **40**, 763—775, 1961.
B i l l i n g s W. O., M o r r i s R. I., Reflection of visible and infra-red radiation from leaves of different ecological groups, *Amer. J. Bot.*, **38**, 327—331, 1951.
B i r c h L. C., Experimental background to the studies of the distribution and abundance of insects. III. The relation between innate capacity for increase and survival of different species of beetles living together on the same food, *Evolution*, **7**, 136—144, 1953.
B i r c h L. C., P a r k T., F r a n k M. B., The effect of intraspecies competition on the fecundity of two species of flour beetle, *Evolution*, **5**, 116—132, 1951.
B o d e n h e i m e r F. S., S h i f f e r M., Mathematical studies in animal populations, *Acta Bioth.*, **10**, 23—56, 1952.
B o n e s s M., Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtinung der Mahd (ein Beitrag zur Agrarökologie), *Z. Morph Oekol. Tiere*, Berlin, **42**, 225—277, 1953.
B o n n e m a i s o n I., Action de l'effet de groupe sur la production des ailés, chez Brevicoryne brassicae, *C. R. Acad. Sc.*, **229**, 1949.
B o w d e n J., The stem-borer problem in tropical cereal crops, *Rep. 6th Commonwealth Ent. Conf. London*, 104—107, 1954.
B r o a d e n t L., The microclimate of the potato-crop, *Quart. J. R. Meteor. Soc.*, **76**, 330, 1950.
B u r n e t t T., Effects of temperature and parasite density on the rate of increase of an insect parasite, *Ecol*, **34**, 322—328, 1953.
C a r p e n t e r R., Quantitative community studies of land animals, *J. Anim. Ecol.*, **5**, 231—245, 1936.

Caussanel C., Recherches préliminaires sur le peuplement de Coléoptères d'une plage sableuse atlantique, *Ann. Soc ent. France*, NS 1, 197—248, 1965.
Cayrol R., Influence de l'alimentation et de l'effet de groupe sur la pigmentation des chenilles de *Plusia gamma*, *C. R. Acad Sc.*, **243**, 601—602, 1956.
Chauvin R., De la méthode en écologie entomologique, *Rev. Scient.*, **86**, 627—633, 1948.
Chauvin R., Méthodes de mesures physiques et méthodes de prélèvement en écologie entomologique, *Colloq int. Ecol.*, C. N. R. S., 313—323, 1950.
Chauvin R., L'effet de groupe, *Symposium international sur les insectes sociaux*, C. N R. S., 81—90, 1952.
Chauvin R., Physiologie de l'insecte. Le comportement, les grandes fonctions, écophysiologie, Paris, Inst. Nat. Rech. Agronomique, 1956.
Chauvin R., Quelques phénomènes étranges en rapport avec la météorologie et qui intéressent les biologistes, *Année biol.*, Paris, **32**, 233—245, 1956.
Chauvin R., . Réflexions sur l'écologie entomologique, *Rev. Zool. Agric. Bordeaux*, I, 55, 38—57; II, 55, 86, 100; III, 56, 19—27; IV, 56, 55—71, 1956.
Chauvin R., Vie et moeurs des insectes, Paris, 1956.
Chauvin R., Sur la prise des échantillons en écologie entômologique, *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **11**, 2e série, 1949.
Chauvin R., Contribution à l'étude physiologique du Criquet pélerin et du déterminisme des phénomènes grégaires, *Ann. Soc Entom. franç.*, **110**, 133—272, 1941.
Chauvin R., Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères V. L'effet de groupe et la croissance larvaire des Blattes du Grillon et du Pharénoptère, *Bull. Soc. Zool. franç.*, **71**, 39—48, 1946
Chauvin R., Lepointe J, Écologie des arbres. Méthodes de capture de la faune du tronc et des branches, *Bull. Soc. Zool de France*, **79**, 444, 1954.
Clark O R., Interception of rainfall by prairie grasses, weed and certain crop plants, *Ecol. Monogr.*, **10**, 243—277.
Crombie A. C., The effects of crowding upon the oviposition of grain infesting insects, *J Exp. Biol.*, **9**, 311—341, 1942.
Delany M J., Studies on the microclimate of *Calluna* heathland, *J Anim. Ecol.*, **22**, 227—239, 1953.
Diem M., Das Mikroklima in einem künstlich beregneten Tabakbestand, *Arch Met. Geoph. Bioklim.*, **5**, 216—233, 1954.
Dowdy W. W., Further ecological studies on stratification of arthropods, *Ecol.*, **32**, 37—52, 1951.
Elkholm G., Elkholm S., On a mass occurrence of insects on a shore at Pellinge, *Notul ent.*, Helsinki, **36**, 8—11, 1956.
Ellis P E., The marching behaviour of hoppers of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides*, in the laboratory, *Antilocust Bulletin*, **7**, 46, 1951.
Fenton F. A, Howell D. E., A comparison of five methods of sampling alfalfa fields for arthropod populations, *Ann ent. Soc. America*, **50**, 606—611, 1957.

Fischer R A., Corbet A. S., Williams C. B., The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, *J. Anim. Ecol.*, **12**, 45—58, 1943.
Geiger R., The climate near the ground, Harvard Univ. Press, 481, 1950.
Gisin H., L'écologie, *Acta Bioth.*, **A9**, 89—100, 1949.
Glasgow J. P., The distribution and abundance of tsetse, Londres, 1963.
Goodwin T. W., The pigments in colour phases of the larvae of *Plusia gamma*, *Biochem. J.*, **55**, 834—838, 1953.
Grassé P. P., Chauvin R., L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés animales, *Rev. Scient.*, **82**, 1944.
Grison P., Effet du groupement sur la croissance des chenilles du Bombyx Cul Brun *Euproctis phaeorrhea*, *C. R Soc. Biol.*, **142**, 610—611, 1948.
Guyer G., Hutson R., A comparison of sampling techniques utilised in an ecological study of aquatic insects, *J. Econ. Ent.*, **48**, 662—665, 1955.
Hamlin I. C. et a., Field studies of the alfalfa weevil and its environment, *U. S. Dept Agr. Tech. Bull.*, 975, 1949.
Hardy A. C., Milnes R. S., Studies in the distribution of insects by aerial currents, *J. Anim. Ecol.*, **7**, 198—229, 1938.
Harker J. F., Factors controlling the diurnal rhythm of activity of *Periplaneta americana*, *J. Exp Biol.*, **33**, 224—234, 1956.
Henneberger C., Tagesgang und Komponenten der Abkühlungsgrosse, *Arch. Meteor. Geoph Bioklim.*, **B2**, 86—119, 1950.
Huber B., Der Einfluss der Vegetation auf die Schwankungen des CO_2-Gehaltes der Atmosphäre, *Arch. Meteor. Geoph. Bioklim.*, **4**, 154—167, 1952.
Hurpin B., Influence des conditions atmosphériques sur les sorties préalimentaires du hanneton commun (*Mélolontha melolontha L.*), *Ann Epiphyt.*, Paris, **C7**, 333—361, 1956.
Jackson G. G., The analysis of an animal population, *J. Anim. Ecol.*, 8, 238—246, 1939
Jackson G. G., The comparison of suction trap, sticky trap and townet for the quantitative sampling of small airborne insects, *Ann. appl. Biol.*, **37**, 268—285, 1950.
Jackson G. G., Taylor L. R., The measurement of insect density in the air, I—II, Laboratory practice, **4**, 187—192, 1955.
Jackson G G., Taylor L. R., The development of large suction traps for airborne insects, *Ann. appl Biol.*, **43**, 1955.
Johnson C. G., The changing numbers of *Aphis fabae* flying at crop level in relation to the current weather and to the population of the crop, *Ann. appl. Biol.*, **39**, 525—547, 1952.
Joly P., Joly L., Résultats de greffes de *Corpora allata* chez *Locusta migratoria*, *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **15**, 331—345, 1953.
Joly P., Joly. L., Résultats d'implantation systématique de *Corpora allata* à de jeunes larves de *Locusta migratoria*, *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 579—583, 1954.
Kato M., Microclimate of the flowers of *Chrysanthemum leucan*

themum and the behaviour of a dermestid beetle *Anthrenus verbasci*, *Seitaigaku Kenkyu*, 9, 179—186, 1963.
Key K. H. L., A critique of the phase theory of locusts, *Quart. Rev. Biol.*, 25, 363—407, 1950.
Kruel W., Bemerkenswerte Auftreten von Waldinsekten unter dem Einfluss klimatisch-meteorologischer Faktoren der letzten 10 Jahre im östlichen Deutschland, *Z. angew. Ent.*, 41, 1957.
Labeyrie V., Maison P., De l'influence du microclimat sur la ponte de la Bruche du Haricot (*Acanthoscelides obsoletus*), *Acad. Agr. Fr.*, 15 décembre 1954.

Leclercq J., Écologie et physiologie des populations de *Tenebrio molitor*, *Physiol. Comp OEcol.*, 2, 161—180, 1950.
Lepointe J., Méthodes de capture dans l'écologie des arbres, *Vie et Milieu*, 7, 233—241, 1956.
Leslie P. H., Park T., The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst., *Ecol.*, 32, 471—477, 1949.
Liebermann J., Consideraciones sobre el control edafoecológico de tucuras (Orthoptera: Acridioidea) en la Argentina, *Idia, suppl.*, 1, 275—277, 1960.
Linke F., Die Zahl der Sättigungstunden, ein neues bioklimatisches Element, *Biokli. Beibl.*, 10, 70—73, 1943.
Long D. B., Effects of population density on larvae of *Lepidoptera*, *Trans. R. ent. Soc.*, Londres, 104, 541—591, 1953.
Lorenz O. A., Air and soil temperatures in potato fields... during spring and early summer, *Amer. Potato J.*, 27, 396—407, 1950
Macan T. T., Ecology of aquatic insects, *Ann. Rev. Ent.*, 7, 261—288, 1962.
Maclagen D S., Dunn E., The experimental analysis of the growth of an insect population, *Proc. Roy. Soc.*, 155, 126—139, 1965.
Mazek Fialla K., Die Körpertemperatur poikilothermer Thiere im Abhängigkeit vom Kleinklima, *Z. wiss Zool.*, 154, 1941
Мельниченко А. Н., Полезащитные лесные полосы степного Заволжья и воздействие их на размножение животных, полезных и вредных для сельского хозяйства, М., 1949.
Mikolajski M., Relation quantitative de *Lygus pratensis* (L.) et de *Lygus rugulipennis* Popp (Heteroptera: Miridae) dans les champs de trèfle et de luzerne des provinces d'Olsztyn, *Zes zyt, nauk. Wyzsz Szk. roln. Olsztynie*, 11, № 110, 151—161, 1961 (en polonais avec sommaires en russe et en anglais).
Milne A., Theories of natural control of insect populations, *Cold Spring Harbor Symposium on quantitative biology*, 22, 1957
Milne A., The natural control of insect populations, *Canad. Ent.*, 89, 193—213, 1957.
Morse R. A., Dyce E. J., Gould A. C., The treatment of American foul brood in New York State, *Bee World*, 46, 1965.
Müller H., Der Blattlaus Befallsflug in Bereich eines Ackerbohnen- und eines Kartoffelbestandes, *Beitr. ent.*, 3, 229—258, 1953.
Neuwith R., Unterschiede im Luftad ustausch eines Gipfel uneiner Hochalpstation nachgewiesen durch Messungen der Bodennaher Ozon, *Met. Rdschau*, 6, 201—204, 1953.
Neyman J., Park T., Scott E. C., Struggle for existence. The *Tribolium* model: biological and statistical aspects.,

Proc 3rd Berkeley. Symp. Math. Statist. Prov. Univ. California Press, 41—79, 1954—1955.
Nielson M. W., Curries W. E., Leafhoppers attacking alfalfa in the Salt River Valley of Arizona, *J. Anim. Ecol.*, 55(5), 803—804, 1962.
Norris M. I., Sexual maturation in the desert locust (*Schistocerca gregaria*) with special reference to the effects of grouping, *Anti-Locust Bulletin*, **18**, 1954.
Park T., Lloyd M., Natural selection and the outcome of competition, *Amer. Nat.*, **89**, 235—240, 1955.
Pearl R, The influence of density of population upon egg production in *Drosophila melanogaster*, *J. exp. Zool.*, **63**, 57—84, 1932.
Pienkowski R. L., Medler J. T., Effects of alfalfa cuttings on the potato leaf-hopper *Empoasca fabae*, *J. econ. Ent.*, 55(6), 973—978, 1962.
Poisson R., Richard G., Richard G., Observations sur quelques essaimages de Corises (insectes hétéroptères aquatiques) survenus en Bretagne au cours de l'été 1956, *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **244**, 1076—1079, 1957.
Пономарева А. А., Опылители люцерны в Западном Копетдаге, Труды Ин-та зоол. АН Туркмен. ССР, **4**, 34—36, 1959.
Pradhan S., The ecology of arid zone insects (excluding locusts and grasshoppers), *Arid zone Res. UNESCO*, **8**, 199—240, 1957.
Правдин Ф. Н., Закономерности формирования новых комплексов вредных и полезных насекомых при введении в культуру сложноцветных растений, Ученые записки МГПИ им. Ленина, **100**, вып. 5, 1—190, 1957.
Prilop H., Untersuchungen über die Insektenfauna von Zuckerrübenfelder in der Umgebung Göttingen, *Z. angew. Zool.*, **44**, —507, 1957 474;
Rycroft H., Random sampling of rainfall, *J. S. Afr. Forest Ass.*, **18**, 71—78, 1949.
Salt G., The arthropod population on the soil in some East African pastures, *Bull. ent. Res.*, **43**, 203—220, 1953.
Schneider F., Dispersal and migration, *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 223—242, 1962.
Schwenke W., Über Biocönosentypen, Populationstypen und Gradocöntypen, ein Beitrag zur biocönologischen Fundierung der Massenwechsel-Erforschung der Insekten, *Ber. Hundertj. dtsch. ent. Ges.*, Berlin, 106—117, 1956.
Smith R. F., Plant diseases, insects and weeds as affected by irrigation, *Insects. Proc. Ist Intersoc. Conf. Irrigation*, San Francisco, 71—76, 1957.
Solomon M. E., Dynamics of insect populations, *Ann. Rev. Ent.*, **2**, 121—142, 1957.
Takahashi F., On the effect of population density on the power of reproduction of the almond moth *Ephestia cautella*, *Res. Popul. Ecol.*, III Ent. Lab. Univ. Kyoto, **10**, 1956.
Thompson M., The soil population. An investigation of the biology of the soil in certain districts of Aberystwyth, *Ann appl. Biol.*, **11**, 349—394, 1924.
Thornthwaite C. W., Mather J. R., The role of evapotranspiration in climate, *Arch. Meteor. Geophys Bioklim.*, **11**.

T i n b e r g e n N., La science de l'instinct, *Payot Édit.*, Paris, 1955.
T i s c h l e r W., Synökologie der Landtiere, Berlin, 1955
T o n z i g S., Osservazioni sopra le oscillazioni giornaliere della CO_2 dell'aria a disposizione delle piante superiori nei diversi periodi dell'anno, *Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S.*, **57**, 1951.
T r a p p e n b e r g R., Untersuchungen über die mikroklimatischen Wirkungen künstlicher Beregnung in Tabakbestand, *Arch. Meteor. Geoph. Bioklim.*, **3**, 149—167, 1951.
T r o j a n P., The ecological niches of certain species of horse-flies (Diptera: Taranidae), in the Kampinos Forest near Warsaw, *Ekologia Polska A. vi.*, **2**, 53—129, 1958.
U l l y e t t G. C., Biomathematics and insect population problems: a critical review, *Mem. ent. Soc. S. Afr.*, **2**, 1953.
U t i d a S., On the equilibrium state of the interacting populations of an insect and its parasite, *Ecol.*, **31**, 165—175, 1950.
U v a r o v B. P., Insect hazards in land development, *SPAN*, *Londres*, **4**, 154—157, 1961.
U v a r o v B. P., Development of arid lands and its ecological effects on their insect fauna, *Arid Zone Res* , **18**, 235—248, 1962.
U v a r o v B. P., Problems of insect ecology in developing countries, *J. appl. Ecol.*, **1(1)**, 159—168, 1964.
V u i l l a u m e M., Effet de groupe chez *Zonocerus variegatus*, *Vie et milieu*, **6**, 161—193, 1955.
W a g g o n e r P. E., S h a w R. H., An evaluation of dew point fluctuations in the microclimatic layer, *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, **31**, 382—384, 1950.
W a l l a c e H. R., The ecology of the fauna of pine stumps, *J. Anim. Ecol.*, **22**, 154—171, 1953.
W a t t K. E. F., Use of mathematics in population ecology, *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 243—260, 1962.
W a t t K. E. F., Studies on population productivity. I. Three approaches to the optimum yield problem in population of *Tribolium confusum*, *Ecol. Monogr.*, **25**, 269—299, 1955.
W e e s e A. O., The effects of overgrazing on insect populations, *Proc. Oklahoma Acad. Sci.*, **19**, 95—99, 1939.
W e l l i n g t o n W. G., Temperature measurements in ecological entomology, *Nature*, **163**, 614—615, 1949.
W e l l i n g t o n W. G., The synoptic approach to studies of insects and climate, *Ann. Rev. Ent.*, **2**, 143—162, 1957.
W h i t t a k e r R. H., A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains, *Ecol. Monogr.*, **22**, 1952.
W i l l i a m s C. B., Recent light trap catches of Lepidoptera in the United States analysed in relation to the logarithmic series and index of diversity, *Ann. ent. Soc. Amer.*, **38**, 357—364, 1945.
W i l l i a m s C. B., The generic relations of species in small ecological communities, *J. Anim. Ecol.*, **16**, 11—18, 1947.
W i l l i a m s C. B., The relative abundance of different species in a wild animal population, *J. Anim. Ecol.*, **22**, 14—31, 1953.
W o l c o t t G. N., Increase of insect transmitted disease and insect damage through weed destruction in tropical agriculture, *Ecol.*, **9**, 61—66, 1928.
W o o d f o r d E. K., Crop production in a weed-free environment, Oxford Univ. Press, 1963.

СОДЕРЖАНИЕ

Р. Шовен

МИР НАСЕКОМЫХ

Редактор *Р. Дубровская*
Художник *М. Бурджелян*
Художественный редактор
Ю. Максимов
Технические редакторы
Л. Кондюкова и *В. Сизова*
Корректор *С. Г. Ефимова*

Сдано в производство 12/II-1970 г.
Подписано к печати 15/VI 1970 г.
Бумага тип. № 2. 84×108$^1/_{32}$ -3,75 б. л.
Печ. усл. л 12,60
Уч.-изд. л. 12,30. Изд. № 12/5403.
Цена 58 коп. Зак. 867

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Ярославский полиграфкомбинат Главполиграфпрома Комитета по печати при Совете Министров СССР. Ярославль, ул. Свободы, 97.

ИЗДАТЕЛЬСТВО МИР

58 коп.